LEHRBUCH DER ALLGEMEINEN PFLANZENGEOGRAPHIE

VON P. GRAEBNER

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/lehrbuchderallge00grae

PAUL GRAEBNER

LEHRBUCH DER ALLGEMEINEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Bot
G

LEHRBUCH DER ALLGEMEINEN PFLANZENGEOGRAPHIE

Nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten

BEARBEITET VON

PAUL GRAEBNER

Dr. phil., Kustos und Professor am Botanischen Garten der Universität Berlin, beauftragter Dozent an der Universität und an der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau in Berlin-Dahlem

Zweite, umgearbeitete Auflage

Mit 24 Tafeln und 130 Textabbildungen

Z 36030
26. 9. 29.

1929

VERLAG VON QUELLE & MEYER IN LEIPZIG

743.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN

BUCHDRUCKEREI OSWALD SCHMIDT G. M. B. H.
LEIPZIG

Germany

Aus der Vorrede zur ersten Auflage

MIT der mächtigen Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten Jahrzehnten, mit ihrer immer weitergreifenden Nutzbarmachung für die Fragen der Praxis, für die Land- und Forstwirtschaft, für die kolonialen Siedelungen usw., hat sich naturgemäß eine Reihe von Spezialgebieten in dieser Wissenschaft herausgebildet. Der älteste Zweig, die floristische Pflanzengeographie, ist rüstig fortgeschritten, kaum ein nennenswerter Teil der Erdoberfläche mehr ist unerforscht. Durch die zahllosen monographischen Untersuchungen und größeren systematischen Werke, die die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen in den verschiedenen Kontinenten aufklärten, gewann sie einen großen und gebührenden Einfluß auf die Erforschung der Geschichte unseres Planeten, auf die Geographie im allgemeinen. In der geologischen Forschung, besonders im Studium der fossilen Reste, der Palaeontologie, hat sich insofern ein großer Umschwung vorbereitet, als die früher zurücktretende Pflanzenkunde, die Phytopalaeontologie, immer mehr und mehr sich in den Vordergrund drängt, seit sich gezeigt hat, daß die bis in alle Einzelheiten studierten pflanzlichen Reste in viele Dinge (Klimaänderung usw.) einen viel klareren Einblick gestatten als die tierischen Fossilien, die ja noch jetzt das Haupteinteilungsprinzip der geologischen Horizonte bedeuten.

Die Nutzbarmachung der Resultate der pflanzenanatomischen und physiologischen Forschung für die Erklärung der Erscheinungen in der Natur bedeutete einen weiteren großen Fortschritt; Warming gebührt unzweifelhaft das Verdienst, als erster die Daten hierfür gesammelt und allgemein zugänglich gemacht zu haben, sein Plantesamfund ist ganz neuerdings in vortrefflicher englischer Bearbeitung von ihm (Oekology of plants) erschienen. Schimper legte bald nach ihm in seiner Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage (zitiert als „Schimper") namentlich seine Beobachtungen in den Tropen nieder. Gerade dieser noch so neue Zweig der Wissenschaft ist zu einem unentbehrlichen Faktor der „angewandten Botanik"

geworden, in der Land- und Forstwirtschaft der kühleren und warmen Klimate hat man eingesehen, daß die Formationsbiologie praktisch wichtige Schlüsse ergeben hat.

Durch diese große Ausbreitung einer Wissenschaft, die noch vor wenigen Jahrzehnten als kleiner Zweig der systematischen Botanik galt, ist es aber gekommen, daß die zum Teil vortrefflichen Lehrbücher, wie auch die Hauptwerke sich immer weiter ausdehnten, aber auch immer mehr spezialisierten. Zum Teil blieben sie in losem, zum Teil in gar keinem Zusammenhange mehr mit den Nachbargebieten innerhalb der Pflanzengeographie. Für den Studierenden, wie jeden, der sich wissenschaftlich in die Materie einarbeiten wollte, wurde es dadurch sehr schwer, eine Gesamtübersicht über die Pflanzengeographie zu erhalten, jede Disziplin erforderte ein Sonderstudium, welches sehr oft die Zusammenhänge schwer erkennen und finden ließ. Die drei Hauptteile traten mit noch einigen kleinen Gebieten wie gesonderte Wissenschaften hervor. — Seit einer Reihe von Jahren habe ich Material gesammelt zur Darstellung einer allgemeinen Pflanzengeographie, die dem Studierenden zeigen soll, wie die einzelnen Zweige zusammenhängen und sich organisch auseinander entwickeln. Der Grundgedanke ist, das Riesengebiet der Pflanzengeographie nicht als einen Wust von Gedächtniskram, Pflanzenlisten und sonstigen trokkenen Einzelheiten erscheinen zu lassen, sondern die heute sich darbietenden Vegetationsbilder aus der Vorgeschichte und den jetzt wirkenden Faktoren herzuleiten, so daß das Ganze sich als festes Gebäude darstellt und einprägt.

Die Auswahl der zitierten Literatur bereitete die größten Schwierigkeiten, bei ihrem Riesenumfang konnte nur ein kleiner Teil angeführt werden, der naturgemäß nicht ohne eine gewisse Willkür herausgeschält werden konnte. Um den Umfang auch sonst nicht zu groß zu machen, wurden rein biologische Dinge, soweit sie mit der Pflanzengeographie nur geringe Berührung haben, möglichst kurz behandelt und auf die Spezialwerke verwiesen.

Möge das Buch Freunde gewinnen und namentlich möglichst viele derjenigen, die durch trockene und einseitige Darstellungen oder ebensolchen Unterricht der Botanik entfremdet wurden, dieser schönen Wissenschaft wieder zuführen.

Berlin-Lichterfelde, den 3. August 1910 P. Graebner

Zur zweiten Auflage

SEIT dem Erscheinen der ersten Auflage hat sich die Literatur weiter vergrößert. Es erschien deshalb angebracht, an den Anfang eine Übersicht der Geschichte der pflanzengeographischen Forschung zu setzen. Bei der Entwicklung der Pflanzenwelt wurden besonders die neuen Werke von W. Gothan berücksichtigt und die Haupteinteilung nach phytopalaeontologischen (statt der bisher meist üblichen zoopalaeontologischen) vorgenommen, da sie natürlicher ist, als die nach zoologischen Gesichtspunkten.

Für die Illustrierung hat die Verlagsbuchhandlung in dankenswerter Weise neben den Textfiguren 24 Tafeln anfertigen lassen. Die meisten Vorlagen stammen aus der Sammlung des Botanischen Museums in Berlin-Dahlem; ich bin meinem verehrten Freunde, Herrn Prof. Dr. L. Diels, Generaldirektor des Botanischen Gartens und Museums, der die Photographien mir freundlichst zur Verfügung stellte, zu herzlichem Danke verpflichtet. Bei der Auswahl aus der großen Sammlung wurde ich durch Herrn Oberpräparator Szulmistrat liebenswürdig unterstützt. Mehrere Originalphotographien verdanke ich Herrn Dr. Werdermann, Herrn Prof. Dr. Mildbraed, Herrn Dr. Mansfeld und Herrn Gartenmeister Stenzel, einige Figuren hat meine Frau Erika geb. Stange gezeichnet, der ich auch für die Anfertigung des umfangreichen und schwierigen Registers danke.

Berlin-Lichterfelde, den 6. Oktober 1928 P. Graebner

Inhaltsübersicht

EINLEITUNG (Geschichte der Pflanzengeographie) 1

ERSTER ABSCHNITT

DIE ENTWICKLUNG DER PFLANZENWELT (Genetische oder entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie) 9

Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Zeitalter 19

1. Periode. Die Algenzeit (Kambrium bis Silur) 20

2. Periode. Die Zeit der ersten bekannten Landpflanzen (die Psilophytenzeit) 27

3. Periode. Die Zeit der Pteridophyten oder farnartigen Gewächse 31

4. Periode. Zeit der Nacktsamer, der Gymnospermen (Zechstein bis untere Kreide) 57

5. Periode. Zeit der Bedecktsamer, der Angiospermen (Untere Kreide [Gault] bis zur Jetztzeit) 60

Eiszeit; Interglacial; Diluvium 80

Neuzeit 96

Relikte 96 — Kompakte Verbreitung 98 — Absolute Grenze 99 — Neubildungen 100 — Zuchtwahl 101 — Mutation 104 — Formenkreise 109 — Neue Merkmale 113 — Bastarde 113 — Erworbene Eigenschaften 116 — Saisondimorphismus 116 — Parthenogenesis 117 — Knospenvariation 117 — Systematik 121

Geologische Vergangenheit 122

Wohngebiete 123

Kleine und disjunkte Verbreitung 123 — Große Wohngebiete 126 — Schranken der Pflanzenverbreitung; zählebige Arten 127

Pflanzenwanderungen in historischer Zeit 130

Adventivpflanzen 131 — Einwanderer 132 — Ansiedler 133 — Halbbürger 134

Florengebiete; Artenzahl usw. 136

ZWEITER ABSCHNITT

DIE FLORENREICHE UND FLORENGEBIETE DER ERDE (das sich jetzt ergebende floristische Bild; floristische Pflanzengeographie z. T.) . 138

Florenreich der nördlichen kalten und gemäßigten Zone 138

Arktische Flora 138

Subarktisches Gebiet 140

Waldgebiete der nördlichen Halbkugel 141

Mitteleuropäisches Gebiet 141 — Asiatisches Waldgebiet 143 — Nordamerikanisches Waldgebiet 146 / Pazifisches Nordamerika 146 / Felsengebirge 147 / Atlantisches Nordamerika 147 / Südstaaten 148 / Prärienprovinz 149 / Kulturpflanzen und eingebürgerte 149

Mittelmeer- (Mediterran-) Gebiet 150

Steppengebiet 154

Makaronesisches Übergangsgebiet 156

Florenreich der Tropen der Alten Welt (Palaeotropisches Florenreich) . . 157

Nordafrikanisch-Indisches Wüstengebiet 157

Afrikanisches Wald- und Steppengebiet. (Tropisches Afrika, Sudan) 159

Kalahari 164

Gebiet des Kaplandes 165

Malagassisches Gebiet 167

Vorderindisches Gebiet 168

Monsungebiet 169

Zentral- und südamerikanisches Florenreich 173

Mittelamerika (mexikanisches Gebiet) 173

Tropisches Südamerika 175

Westindien 175 — Cisäquatoriales Südamerika 176 — Hylaea 177 — Südbrasilianische Provinz 178

Andines Gebiet 179

Tropische Anden 180 — Argentinische Provinz 181 — Chilenische Übergangsprovinz 183

Antarktisches Florenreich 183

Südlichster Teil des amerikanischen Kontinents 183

Kerguelen 186

Australisches Florenreich 186

Neuseeland 190 — Auckland-Inseln usw. 190 — Tristan da Cunha usw. 191

DRITTER ABSCHNITT

DIE JETZT WIRKENDEN FAKTOREN (Ökologische Pflanzengeographie) 192

Zusammensetzung der Luft 193

Wirkungen des Lichtes 194

Messung des Lichtes 200 — Brechung des Lichtes 200

Wirkungen der Wärme 207

Wirkungen des Wassers 217

Luftfeuchtigkeit 232

Wirkungen des Windes (resp. der Luft) 236

Wirkungen der Bodenbeschaffenheit 243

Bodenarten, diverse 243

Humus 244 — Rohhumus 246 / Schlamm 247 — Niederungstorf 248 / Sphagnum- resp. Hochmoortorf 249 — Chemische Bodenbeschaffenheit 249 — Physikalische Bodenbeschaffenheit 251

Einige weitere Faktoren 255

Natürliche Veränderung des Pflanzenbestandes ohne klimatische Änderung 262

Ruhezeiten und Perioden 268

Die Pflanzenvereine (Vegetationsformationen) 272

Steppenartige Pflanzenvereine 273

Wüsten 273 — Steppen und Prärien (Savannen usw.) 274 — Felsenvegetation 276 — Gebüschformationen und trockne lichte Wälder 277

Pflanzengemeinschaften auf mäßig feuchtem Boden 278

Pflanzenvereine mit Hemmung des Waldwuchses 278 — Kultur- und Halbkulturformationen 278 — Natürliche Wiesen 279 — Alpine und arktische Matten 279 — Wälder 281 — Laubwechselnde Wälder 281 — Immergrüne Wälder 282 — Tropische Regenwälder 282 — Subtropische Regenwälder 288

Pflanzengemeinschaften auf dauernd nassem Boden 288

Waldbildung (Brücher) 288 — Wasserpflanzen 289 — Rohrgräser 292 Wiesen- oder Niederungsmoor 292

Heideformationen 294

Sandfelder 294 — Zwergstrauch-Heide 295 — Heide- oder Hochmoor 296 Tundra 297 — Heidegewässer 297

Salzformationen 298

Trockene Salzformationen (Salzwüsten) 298 — Stranddünen und Meeresstrand 298 — Salzwiesen und Salzsümpfe 300 — Mangrove 301 — Salzgewässer 302 / Vegetation des Meereswassers 302 / Salinengewässer 303

SACH- UND AUTORENREGISTER 304

EINLEITUNG

DIE Uranfänge unserer modernen Wissenschaften liegen, wenigstens soweit sie in das Gebiet der beschreibenden Naturwissenschaften gehören, viel weiter zurück, als man gemeinhin annimmt. Sorauer hat in seinem Handbuch der Pflanzenkrankheiten[1] in der geschichtlichen Einleitung gezeigt, daß schon im Altertum eine Anzahl von Krankheiten der wichtigen Kulturpflanzen bekannt war, ja daß man sogar für einige derselben, soweit sie nicht durch Parasiten verursacht wurden, schon ganz richtige Deutungen ihrer Ursachen hatte. Wäre nicht der finstere Aberglaube späterer Jahrhunderte, der für jede außergewöhnliche Erscheinung eine überirdische Erklärung suchte, dazwischengetreten und hätte den klaren Blick für das Geschehen in der Natur getrübt, so wären all diese Wissenschaften sicher schon viel früher zur Entwicklung gelangt.

Will man die Spuren der Pflanzengeographie zurückverfolgen bis zu der Zeit, wo die Erkenntnis aufging, daß bestimmte nutzbare Pflanzenarten nur in bestimmten Gebieten vorkommen und auch dort nur an bestimmten Orten wachsen, so findet man sie schon in der ältesten Kulturgeschichte der Erde, in der Bibel, wie es schon Bretzl[2] und Solms-Laubach[3] hervorheben. Das Vorkommen nutzbarer Pflanzen, sei es solcher, die Holz zum Bau oder solcher, die Früchte oder Samen zur Nahrung lieferten, war bald bekannt, und auf weiten Reisen oder Wanderungen wurden die kostbaren Materialien herbeigebracht oder von Hand zu Hand gehend wurden sie immer weiter verbreitet. So war die Grundachse des Kalmus *(Acorus calamus)* lange als Droge in Europa bekannt, ehe die jetzt hier verbreitete Art lebend aus Asien herkam und, wenn heute noch von den Krämern und Gewürzhändlern

[1] Bd. I. 5. Aufl., Berlin, Paul Parey, 1924.

[2] Bretzl, H., Botanische Forschungen des Alexanderzuges 1902.

[3] Solms-Laubach, H. Graf zu, Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1905.

in den Moscheen der westlichen Balkanhalbinsel, in Bosnien, der Herzegowina usw. aromatische Samen feilgehalten werden, die aus Indien oder gar aus dem tropischen Afrika[4] stammen, so sind diese wohl auch auf solchem Wege dahin gelangt. Georg Schweinfurths Sammlungen aus den Gräbern des alten Ägyptens, die sich im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem befinden, bekunden durch die Pflanzenreste, welche Handelsbeziehungen die alten Ägypter zu den asiatischen Völkern, zu Abessinien usw. gehabt haben. Bretzl (a. a. O.) zeigte, welche Beobachtungen auf den Kriegszügen Alexanders des Großen gemacht wurden und wie sie durch den für seine Zeit außerordentlich gelehrten Theophrastos von Eresos verwertet worden sind.

Es erscheint einleuchtend, daß man zuerst die Pflanzen der Heimat zu nutzen versuchte, und daß das sehr frühzeitig geschah, zeigt der Umstand, daß sehr vielfach zwei nahe verwandte und daher sehr ähnliche Arten schon im Altertum danach geschieden wurden, ob sie nutzbringend oder wertlos („wild") waren. So bezeichneten z. B. die Römer durch die Anhängesilbe -aster[5] stets die wertlose Form einer ähnlichen nutzbringenden Art: *pinaster* kommt schon bei Plinius für die wilden Kiefern vor neben pinus, seiner Bezeichnung für die Pinie (*Pinus pinea*) mit den eßbaren Samen, *pirus* ist die Birne, *piraster* die nicht eßbare, *olea*, der Ölbaum, *oleaster*, der wilde, *siliqua*, der Johannisbrotbaum (*Ceratonia*), *siliquastrum*, ein wertloses Kraut (auch *piperitis* genannt) u. a. m. Noch jetzt werden die männlichen (also nicht fruchtenden) Exemplare des Johannisbrotes im italienischen Sprachgebiete als „wilde" bezeichnet.

Schon der Eigennutz und das Bedürfnis nach möglichst reichlicher Nahrung veranlaßte den Menschen, die für ihn wertlosen Pflanzen zu entfernen und für die nutzbringenden Platz zu schaffen, ihr Gedeihen, so gut es ihm möglich war, zu fördern. Von diesem Gedanken geht auch Ed. Hahn[6] aus, wenn er den „Hackbau", der ja schließlich auch auf dem Prinzip beruht, das Wertlose mit der Hacke zu entfernen und Nutzbringendes an seine Stelle zu setzen, als die älteste Form des Ackerbaues ansieht, aus dem im Wechsel der Zeiten und der Gerätschaften der Gartenbau hervorging. Schon vor ihm hat Oswald Heer[7] ausge-

---

[4] So wurden von Ascherson und dem Verf. in einer Moschee in Sarajewo Samen von *Monodora myristica* gekauft.

[5] Wie Ascherson (in Ascherson u. Graebner, Synopsis I, 2. Aufl. S. 328) nachwies, hat das Suffix mit Aster, Stern nichts zu tun.

[6] Hahn, Ed., Die Haustiere. Leipzig 1895. — Demeter und Baubo, Versuch einer Theorie der Entstehung des Ackerbaus. Lübeck 1896.

[7] Heer, Osw., Pflanzen der Pfahlbauten. Neujahrsbl. Naturf.-Ges. Zürich auf 1866. Zürich 1865. S. 17.

sprochen, daß die Hirse (oder wie Ed. Hahn schreibt der Hirse) bereits vor der Einführung des Pflugs und vor der allgemeinen Verbreitung des Rindes als Zugtier von den ältesten Bewohnern der Pfahlbauten auf Feldern gebaut wurde, die nur mit der Hacke bestellt waren.

Theophrastos von Eresos, Dioskorides u.a. waren in der Kenntnis der Flora und namentlich ihrer Nutzpflanzen weit fortgeschritten, ihren Nachfolgern in den folgenden Jahrhunderten fehlte aber dann, wie Solms (a.a.O.) richtig hervorhebt, jedes pflanzengeographische Verständnis, so daß man sich bis zum Anfang des 17. Jahrhunderts bemühte, die von den Genannten aufgeführten und beschriebenen Heilkräuter, also mediterrane und orientalische Pflanzen, in der Flora des nördlichen Europa wiederzuerkennen. Selbst als man anfing, die Flora bestimmter Gebiete zu beschreiben, die Pflanzen bisher unbekannter Länder und Gebirge kennenzulernen, begnügte man sich gemeinhin mit einer systematischen Aufzählung der Arten.[8]

Mehr als ein Jahrhundert blieben die botanischen Schilderungen dann etwa auf gleicher Höhe. Erst im ersten Viertel des 18. Jahrhunderts finden wir einen bemerkenswerten Fortschritt:

Tournefort[9] bringt Bemerkungen über die Veränderung der Flora des Ararat bei zunehmender Höhe, 1779 gibt Th. de Saussure[10] die Höhengrenzen verschiedener Arten in den Alpen an. Bei Linné finden wir an verschiedenen Stellen seiner zahlreichen Werke Angaben über Vegetationsformationen namentlich seiner Heimat, und wie es später in den Floren fast allgemein üblich wurde, gibt er auch bei systematischen Arbeiten zur Ergänzung der Charakterisierung seiner Arten die Eigenart des Standorts an. Viel weiter geht schon Willdenow,[11] der über die Abhängigkeit der Pflanzen von Klima und Boden, von ihren Wanderungen und ihrer Verbreitung über den Erdball spricht. Engler[12] weist mit Recht auf die hervorragende Bedeutung dieses fast vergessenen Buches hin. S. 345 ff. schreibt Willdenow: Unter Geschichte der Pflanzen (ein besonderes Kapitel) verstehen wir den Einfluß des Klimas auf die Vegetation, die Veränderungen, welche die Gewächse wahrscheinlich erlitten haben, wie die Natur für die Erhaltung

---

[8] Clusius, C., Rariorum plantarum historia 1601. Anhang: Pona, J., Descriptio montis Baldi.

[9] Tournefort, J. P. de, Relation d'un voyage au Levant 1717.

[10] Saussure, Th. de, Voyage dans les Alpes.

[11] Willdenow, C. L., Kräuterkunde. 1. Aufl. 1792. S. 345 ff., 2. Aufl. 1798.

[12] Engler, A., Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren und weitere Aufgaben derselben in Wissenschaftl. Beitr. Gedächtnis 100 jähr. Wiederkehr. Antritt von A. v. Humboldts Reise nach Amerika. Berlin 1899. 5 ff., vgl. auch Solms-Laubach, Gesichtspunkte der Pflanzengeographie (s. oben).

derselben sorgt, die Wanderungen der Gewächse und endlich ihre Verbreitung über den Erdball. In der 2. Auflage und später hat Willdenow das Kapitel sehr erweitert; er behandelt dort u. a. schon den Einfluß des Klimas auf Wachstum und Gestaltung der Pflanzen in den Polarländern und Gebirgen, in Afrika, im Mittelmeergebiet, in Arabien, auf den Kanarischen Inseln, in Australien usw. Er hebt auch schon die Ähnlichkeit der Tracht unter ähnlichen klimatischen Verhältnissen hervor, die später so allgemeine Beachtung fand. Gmelin[13] nennt schon 1747 europäische Pflanzenarten, die bis Sibirien vorstoßen. Schon vor der Jahrhundertwende macht Giraud-Soulavie[14] Angaben über Regionen der Orangen, des Ölbaums, des Weinstocks, der Kastanien, der Alpenpflanzen usw.

Als Vater der wissenschaftlichen Pflanzengeographie wird allgemein A. von Humboldt betrachtet, da seine auf der großen Weltreise und später gewonnenen Ideen bald in weitere Kreise drangen. Er hob die schon von Willdenow (s. S. 3) angedeutete Bedeutung der Pflanzenphysiognomie hervor.[15] „Sechzehn Pflanzenformen bestimmen hauptsächlich die Physiognomie der Natur" sagt er und unterscheidet und gruppiert die Pflanzen nach ihrer äußeren Tracht; es war ihm aufgefallen, daß vielfach unter gleichen oder ähnlichen klimatischen Verhältnissen ähnliche Pflanzenformen auftreten, trotzdem sie aus ganz verschiedenartigen nicht miteinander verwandten Pflanzen zusammengesetzt sind: so unterscheidet er die Grasform, die Lorbeerform, die Erikenform, die Kaktusform, die Aloegewächse usw. Während einige, besonders die letzteren, im wesentlichen ähnliche Vegetationsverhältnisse voraussetzen, haben andere wieder wie die Grasform usw. z. T. sehr verschiedene Entstehungsursachen und verlangen sehr verschiedenartige Lebensbedingungen in den verschiedenen Ländern. Grisebach[16] erweiterte Humboldts Ideen, indem er zunächst 54, dann 60 „Vegetationsformen" unterschied, die er nun auch in ein System vereinigt. Neben manchen der Natur entsprechenden physiognomisch gleichartigen Formen mit gleichen Lebensansprüchen, bringt er andere z. T. sehr gezwungene Abteilungen wegen zufälliger Ähnlichkeiten usw. zusammen oder wegen nebensächlicher aber physiognomischer Abweichungen auseinander.

---

[13] Gmelin, J. G., Flora Sibirica; Praefatio.

[14] Giraud-Soulavie, Jean Louis, Histoire naturelle de la France méridionale. Paris 1783.

[15] Humboldt, A. von, Essai sur la géographie des plantes 1805. Deutsch: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen 1806. — Wieder abgedruckt in Ansichten der Natur.

[16] Grisebach, A., Vegetation der Erde 1872.

Später hat dann noch Reiter[17] versucht, das System der Physiognomik zu verbessern und zur Grundlage zu machen. Mit guten Kenntnissen und scharfer Beobachtung will er aus der Gestaltung aller Typen und ihren Anpassungsmerkmalen sein System herleiten.

Das Bestreben, aus der Physiognomie allein Rückschlüsse auf die Vegetationsbedingungen usw. zu ziehen, hatte sich wenig bewährt, eine viel größere Zukunft hatte die Forschungsrichtung, die von der Tatsache der bestimmten Wohngebiete (s. oben) der einzelnen Arten in ganz bestimmt begrenzten Gebieten oder Regionen ausging und aus dem Vergleich der meteorologischen usw. Verhältnisse mit der Pflanzenverbreitung Anhaltspunkte zu gewinnen versuchte. Wie Engler (a. a. O. [1899]) hervorhebt, war es Wahlenberg, der in seinen wenig bekannt gewordenen Arbeiten Humboldt voraneilte. Schon 1812[18] bringt er neben den Angaben über die horizontale und regionale Verbreitung von Pflanzenarten in Europa und besonders in Lappland Tabellen über die Temperaturverhältnisse und weist schon damals darauf hin, daß z. B. nicht die Mitteltemperaturen eines Gebietes für die Vegetation maßgebend sind, sondern die Verteilung der Wärme in den einzelnen Jahreszeiten, also die Maxima und Minima, die Jahreszeiten usw.

Auch A. von Humboldt vervollständigte seine Forschungen mehr und mehr; in seinem grundlegenden pflanzengeographischen Werke[19] finden wir eine erstaunliche Fülle von Angaben und Untersuchungen über die geographische und horizontale Verbreitung der Pflanzen, über die Abhängigkeit bestimmter Gruppen und physiognomisch ähnlicher Formationen von den Temperaturverhältnissen usw., kurz eine vollständige Übersicht über die damals bekannten pflanzengeographischen Tatsachen. Bei seinen Studien über die ihm nicht oder weniger bekannten nordischen und alpinen Länder konnte er sich auf mehrere vorzügliche Beobachter, wie Leopold von Buch[20] usw. stützen.

Mit der zunehmenden Erkenntnis der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen, wie sie in einem künstlichen System wie dem Linnés nicht zum Ausdruck kommen konnten, erwuchsen der Pflanzengeographie völlig neue Gesichtspunkte, wie sie z. T. schon bei A. von

[17] Reiter, H., Die Konsolidation der Physiognomik. Graz 1885.

[18] Wahlenberg, G., Flora Lapponica. Cum mappa botanico-geographica; Berolini 1812. Introductio geographica.

[19] Humboldt, A. v., De distributione geographica plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium prolegomena; Lutetiae Parisiorum 1817. Deutsch: Pflanzengeographie. Breslau 1831 (Beilschmied).

[20] Buch, Leop. von, Reisen durch Norwegen und Lappland. Berlin 1810. — Allgemeine Übersicht der Flora auf den Kanarischen Inseln. Eine Abhandlung, vorgelesen in der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften im Jahre 1817. Berlin 1819. — Physikalische Beschreibung der Kanarischen Inseln. Berlin 1825.

Humboldt in die Erscheinung treten. Rob. Brown,[21] der lange Jahre die sehr eigenartige und bis dahin nur wenig bekannte Flora Australiens studieren konnte und A. L. de Jussieu[22] mit seinen systematischen Arbeiten wirkten hier in erster Linie.

Nach diesen grundlegenden Werken wuchs nun die Zahl der pflanzengeographischen Arbeiten mehr und mehr (über Einzelheiten und Würdigung der Arbeiten vgl. Engler a. a. O. [1899]). Eine große Zahl von Forschern beschäftigte sich mit der Vegetation ihrer Heimat, andere mit der fremder Länder. Gute und schlechte systematische und physiognomische Schilderungen aus allen damals bekannten Teilen der Erde erschienen. Durch die immer genauere Feststellung der Arten, ihrer Formenkreise und ihrer Verbreitung in den verschiedenen Erdteilen nahm die floristische Pflanzengeographie einen gewaltigen Aufschwung. Zugleich mit dem Ausbau der natürlichen Pflanzensysteme wuchs auch die Kenntnis von der natürlichen Verwandtschaft der Gewächse untereinander. Man untersuchte die Artenzahl, die Zahl der Gattungen und Familien in den einzelnen Gebieten, die weite oder geringe Verbreitung der natürlichen Gruppen und vieles andere mehr.

Einen Markstein in der Entwicklung der Pflanzengeographie bedeuten dann wieder die Arbeiten der beiden De Candolle Vater und Sohn; der ältere, Augustin Pyramus, hat neben den bemerkenswertesten großen systematischen Bearbeitungen auch eine Anzahl pflanzengeographischer Schriften erscheinen lassen, in denen z. T. schon physiologische Dinge, soweit sie eben damals bekannt waren, Ernährungsverhältnisse usw. für die Pflanzengeographie verwertet wurden. Die Hauptwerke seines Sohnes Alphonse[23] haben noch heute in vielen Teilen Geltung; seine Pflanzengeographie kann jedem denkenden angehenden Botaniker usw. nur dringend empfohlen werden, sie enthält alles, was damals von der Pflanzengeographie und den verwandten Wissenschaften bekannt war. In jedem Kapitel finden sich außerdem neue Ideen, Anregungen, Beobachtungen usw., so daß das Buch in vielen Dingen bis heute nicht übertroffen erscheint. Selbst die Grundlagen der ökolo-

[21] Brown, Rob., Prodromus Florae Novae Hollandiae. Londoni 1810. 3. Aufl. 1827. Suppl. I. 1830. — General remarks, geographical and systematical on the Botany of Terra Australia. London 1814. — Vgl. Vermischte Botanische Schriften. 5 Bde. 1825—34. (The Miscellaneous Works. 2 Bde. London 1866, 1867) mit zahlreichen Abhandlungen. — Vgl. auch H. Behr, in Linnæa XX (1847), S. 545 ff.

[22] Jussieu, Ant. Laurent de, „Genera plantarum Parisiis 1789, Turici 1791. — Introductio in historiam plantarum (edid. Andr. de Jussieu) Paris. — Mémoires sur les charactères généraux de familles. Paris 1804—1819. — Mémoires sur les genres de plantes. Paris 1809—10.

[23] Géographie botanique raisonée. 2 Bde. Paris 1855. — Origine des plantes cultivées. Paris 1883.

gischen Pflanzengeographie finden wir z. T. dort bereits vor. Auf Karten sind die Nordgrenzen einer Anzahl von Arten dargestellt. Am bekanntesten geworden ist seine Einteilung der Vegetationsverhältnisse der Erde, je nach der Menge von Wärme und Feuchtigkeit, wie sie den Pflanzen in den verschiedenen Gebieten dargeboten werden.[23a] Er nahm folgende sechs Gruppen an:

1. Hydromegathermen[24], Pflanzen, die an die Wärme wie an die Feuchtigkeit die größten Ansprüche stellen, denen beide Faktoren während des ganzen Jahres zur Verfügung stehen, die in Gebieten wachsen, in denen die mittlere Jahrestemperatur mindestens 20° beträgt. Sie bewohnen die tropischen Regengebiete.

2. Xerophilen[25], Pflanzen, die zwar viel Wärme verlangen oder ertragen, aber mit einer geringen Menge von Wasser und Feuchtigkeit vorlieb nehmen, also Steppen- und Wüstenpflanzen.

3. Mesothermen[26], Pflanzen der wärmeren gemäßigten Zonen mit einer Mitteltemperatur von etwa 15 bis 20°, denen wenigstens in bestimmten Jahreszeiten reichliche Niederschläge zur Verfügung stehen und die keine starken Trockenperioden zu erdulden brauchen.

4. Mikrothermen[27], Pflanzen kühlerer Zonen mit einer Mitteltemperatur von 0 bis 15° und einer durch regelmäßige Abkühlung hervorgerufenen Ruheperiode (Winter). Die Niederschläge sind zumeist ziemlich regelmäßig verteilt.

5. Hekistothermen[28], Pflanzen, die jenseits der Baumgrenze wachsen bei einer jährlichen Mitteltemperatur von unter 0°.

6. Megistothermen[29], Pflanzen, die sehr hohe gleichmäßige Temperatur verlangen, sind in den späteren Erdperioden nicht mehr vorhanden (vgl. Karbon usw.).

Grisebach versuchte in der schon S. 4 erwähnten Vegetation der Erde die Einteilung der Erdoberfläche in Florenreiche und Florengebiete zu vervollkommnen, seine Einteilung hat lange Geltung gehabt und wird noch jetzt mit Abänderungen vielfach benutzt. 1879—82 erschien Englers erstes Hauptwerk,[30] durch dieses wurden der pflanzengeographischen Forschung zahlreiche neue Tatsachen geliefert, namentlich sind durch sehr ausführliche Listen die Übereinstimmungen der einzelnen Florenreiche ebenso wie ihre Unterschiede und Eigenart dargelegt. Durch 2 Karten sind die Ideen der Entwickelungsgeschichte und die jetzige Verbreitung der Florengebiete dargestellt, die letzte Karte modi-

---

[23a] Vgl. auch A. De Candolle, Constitution dans le regne végétal de groupes physiologiques appliqués à la géographie ancienne et moderne. Bibl. univ. Arch. d. scienc. phys. et nat. nouv. pér. Bd. L. Genf.

[24] Von ὕδρω, Wasser, μέγας, groß, und θερμός, warm, heiß.

[25] Von ξηρός, trocken, und φίλος, lieb, wert.

[26] Von μέσος, mitten, mittelmäßig, und θερμός.

[27] Von μικρός, klein, und θερμός.

[28] Von ἥκιστος, der schwächste, am wenigsten feurige, und θερμός.

[29] Von μέγιστος, am größten, und θερμός.

[30] Engler, A., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig. 1879—82.

fiziert die Grisebachs sehr wesentlich. Engler legt als neues Moment namentlich die Wichtigkeit der entwicklungsgeschichtlichen Forschung und der Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen untereinander (innerhalb eines oder mehrerer Florengebiete) hinein (vgl. S. 14). — Ein Meisterwerk an peinlicher Genauigkeit usw. ist dann Aschersons Pflanzengeographie,[31] die leider viel zuwenig bekannt und gewürdigt wurde, auf die aber zahlreiche spätere pflanzengeographische Arbeiten begründet sind. Hier wird zuerst eine wissenschaftliche Gliederung der mitteleuropäischen Vegetationsformationen vorgenommen und eine Darstellung der Verbreitung der „physiologischen Gruppen" gegeben. Durch seine ausgezeichnete Pflanzenkenntnis und Kenntnis der wilden Pflanzenvereine war Ascherson imstande, hier eine grundlegende Arbeit zu schaffen. Durch die Fortschritte der Meteorologie konnte er den Einfluß der einzelnen Witterungsfaktoren auf die Ausbildung der Florengebiete präzisieren.

Später hat noch Drude[32] in mehreren Arbeiten eine Darstellung des modernen Standes und der Fortschritte der floristischen Pflanzengeographie gegeben. In Gemeinschaft mit Engler ist dann schließlich das großartigst angelegte pflanzengeographische Sammelwerk[33] begonnen worden, von dem bereits eine Anzahl Bände über Länder aller 5 Erdteile vorliegen. Schenk und Karsten[34] bringen Abbildungen, Photographien, von den Vegetationsformationen der ganzen Erde und von den wichtigsten Kulturpflanzen.

Bezüglich der weiteren Einteilung der Florenreiche in Provinzen und Unterprovinzen vgl. Englers neuere Arbeiten.[35] Über die klimatischen Verhältnisse vgl. Hann, Klimatologie 3. Auflage (1897—1910).

---

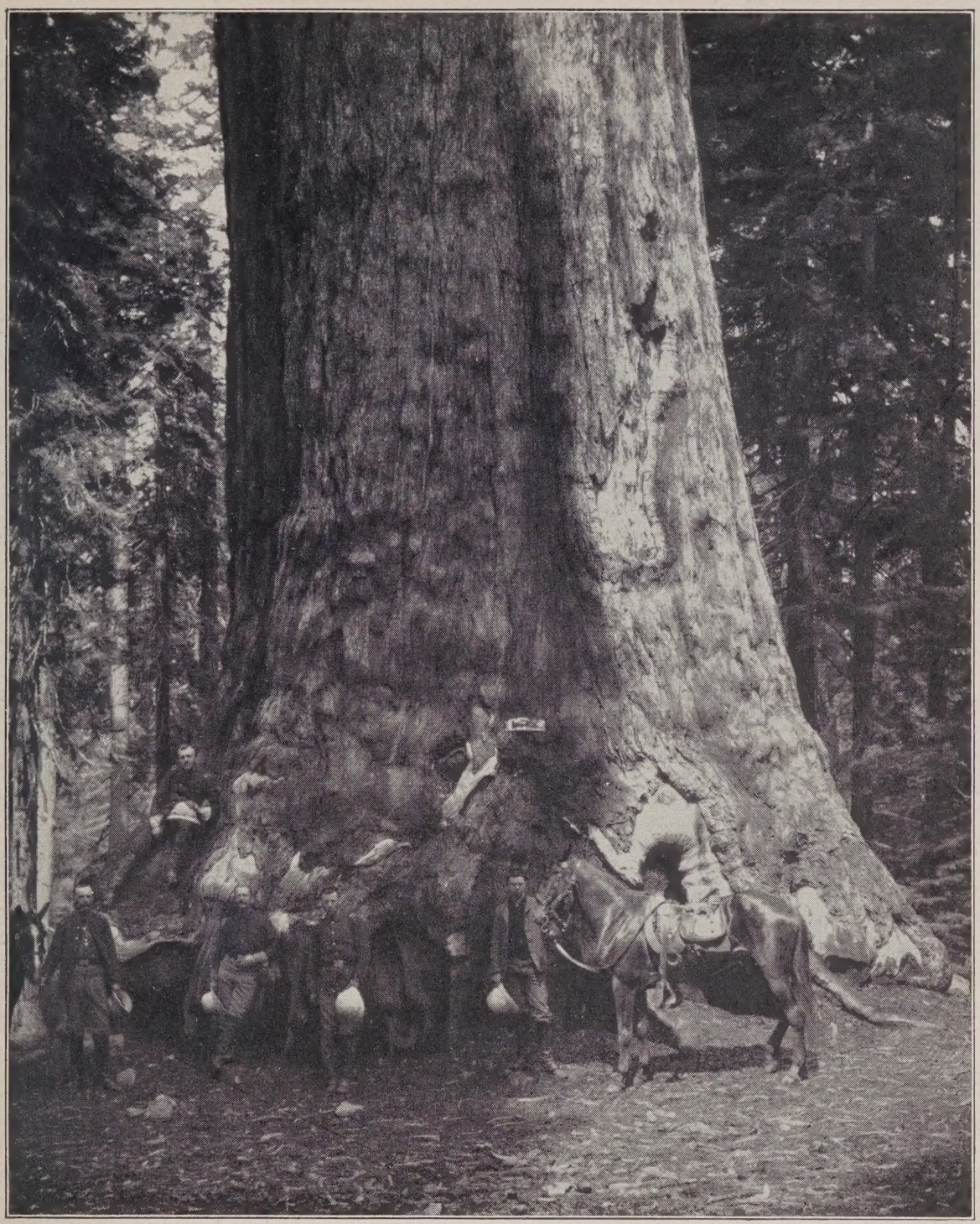
[31] Ascherson, P., In Leunis Synopsis der Pflanzenkunde. 3. Aufl. bearbeitet von Frank. I. S. 724—834. 1883.

[32] Drude, Osk., Atlas der Pflanzenverbreitung, 3. Auflage in Berghaus Physikalischer Atlas 1887. Handbuch der Pflanzengeographie, Stuttgart 1890. Pflanzengeographie in Neumeyer, Anleitung zum Sammeln auf Reisen. 1. Aufl. 1888 ff.

[33] Engler und Drude, Vegetation der Erde. Leipzig.

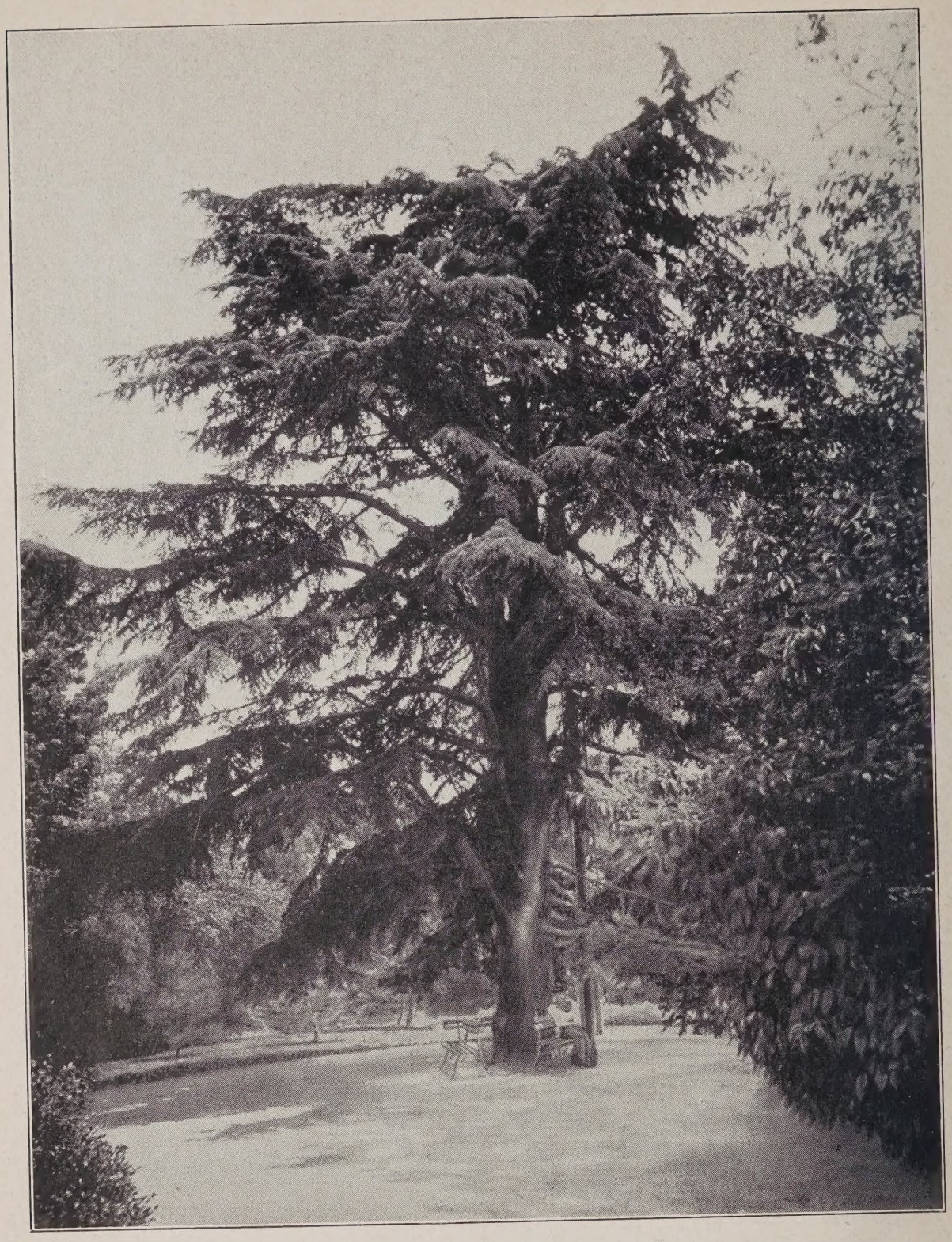
[34] Schenck, G., und Karsten, H., Vegetationsbilder. Jena.

[35] Engler, Ad., besonders Syllabus der Pflanzenfamilien. 6. Aufl. Berlin 1909. Anhang 219 ff. 10. Aufl. (mit E. Gilg) S. 374 ff. (1924).



Sequoia gigantea (Grizzly Giant, Umfang 92, Durchmesser 33 amerikanische Fuß) im Mariposa-Hain in Kalifornien (Taber Phota, San Francisco).

Botanisches Museum Berlin-Dahlem



Libanon-Zeder im Kaiserlichen Garten Nikita bei Jalta; Krim (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

ERSTER ABSCHNITT

Die Entwicklung der Pflanzenwelt

(Genetische oder entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie)

WOHL kaum ein Zweig botanischer Forschung ist durch die oben S. 1 in der Einleitung angedeutete Hemmung infolge religiöser Bedenken oder mystischer Erklärungen so lange Zeit zurückgeblieben, wie die Kenntnis von der Entwicklung des Pflanzenreiches. Bis in die erste Hälfte des vergangenen Jahrhunderts begnügten sich die Forscher, mit wenigen Ausnahmen (Willdenow, A. v. Humboldt) damit, die Pflanzenarten und ihre Verbreitung festzustellen. Dies, wie auch das fossile Vorkommen deutlich erkennbarer Pflanzenreste, wurde dann durch die Schöpfungsgeschichte oder durch die Annahme verschiedener Schöpfungszentren erklärt, wodurch wieder jede aussichtsreiche Förderung der Wissenschaft ausgeschlossen war. Engler[1] macht darauf aufmerksam, daß selbst ein so belesener und kenntnisreicher Schriftsteller wie Grisebach[2] sich von den alten Überlieferungen nicht freimachen konnte. A. a. O. sagt er über die arktische Flora: „Dagegen zeigt sich keine Spur eines genetischen Zusammenhanges zwischen jenen arktischen Waldbäumen und denjenigen Pflanzen, die gegenwärtig die Polargegenden bewohnen, wie die Anhänger des Darwinismus zu erwarten hätten," und später, S. 311 führt er bei der Erörterung des Vorkommens nahe verwandter (vikariierender) Arten von *Platanus* und *Liquidambar* in Nordamerika und im Orient aus: „Dies ist eines der auffallendsten Beispiele, wie die entferntesten Vegetationszentren zuweilen in ähnlichen, aber doch nicht identischen Erzeugnissen sich gefallen, wobei an die Übertragung einer etwaigen Stammart von einem Gebiete in das andere doch gar nicht zu denken ist." Dies schrieb er, trotzdem

[1] Engler, Ad., Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren in Wissenschaftl. Beiträge z. Gedächtnis der 100jährigen Wiederkehr des Antritts von A. v. Humboldts Reise nach Amerika. Berlin (W. H. Kühl) 1899. S. 196.

[2] Grisebach, A., Vegetation der Erde. 1872. Bd. I S. 40.

man damals, wie Engler bemerkt, schon zahlreiche Pflanzenreste aus tertiären Ablagerungen Europas, fern von dem heutigen Vorkommen der *Liquidambar* und *Platanus* kannte, die man nicht anders, als zu diesen Gattungen gehörig deuten konnte.

Erst F. Unger[3] kommt auf Grund eingehender Studien der fossilen Flora und der lebendigen Pflanzenwelt zu seiner geistvollen Darstellung des Entwicklungsganges der Pflanzenwelt, „so daß die Pflanzenwelt der Gegenwart in diesem unermeßlichen Entwicklungsgange nur wie ein Moment, und zwar wie der letzte, in ihrem bisherigen Lebensgange erscheint". Fast zu gleicher Zeit gab Brongniart[4] eine Darstellung des damaligen Standpunktes der Pflanzenpalaeontologie. E. Forbes[5] suchte eine Schilderung zu geben von den Veränderungen der Flora, hervorgerufen durch die geologischen Veränderungen. A. De Candolle hat in seiner oben (S. 6) zitierten Géographie botanique raisonnée alle bis dahin bekannten Tatsachen zusammengestellt und seine Schlüsse daraus gezogen; er sagt selbst, daß das Ziel seiner Arbeit sei, die Gesetze für die Verbreitung der Pflanzen auf der Erde zu suchen. Er sucht aus den geologischen Forschungen seine Schlüsse zu ziehen und aus der Wirkung der jetzt wirkenden Faktoren, der Wärme, des Lichts, die heutige Verbreitung und die Gestaltung der Pflanzen herzuleiten; also so weit es damals möglich war, die Pflanzengeographie auf das Gebiet der Physiologie usw. auszudehnen, ohne daß damals schon Darwins grundlegende Schriften allgemeine Bedeutung erlangt hatten. Durch De Candolle wurden diese Dinge dann Allgemeingut der Zeit, und in zahlreichen Einzelarbeiten wurden sie weiter ausgeführt.[6] — Von besonderer Bedeutung ist das umfassende Werk Englers über die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt,[7] in dem er die bis zu jener Zeit gewonnenen Daten der Phytopalaeontologie und der Floristik verwertete und den Nachweis lieferte, wie die zur Tertiärzeit um den Nordpol (Arktis) verbreitete Flora (bei Engler: arktotertiäre Flora) durch ihre südliche Abwanderung

---

[3] Unger, Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt. Wien 1852.

[4] Brongniart, F., Exposition chronologique des périodes de végétation et des flores diverses, qui se sont succedé à la face de la terre. Paris 1849.

[5] Forbes, Edw., On the connexion between the distribution of the existing Fauna and Flora of the British Isles with the geological changes wich have affected their area especially during the northern drift. Memoirs of the geological survey of Great Britain. I (1846).

[6] Vgl. z. B. Wetterhan, Über die allgemeinen Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Frankfurt 1872.

[7] Engler, Ad., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig 1879, 1882.

die Flora der nördlichen gemäßigten Zone beeinflußte und so auch jene, Grisebach und anderen (vgl. oben S. 9) unerklärlich erscheinenden Verwandtschaftsverhältnisse alt- und neuweltlicher Arten klarlegte.

Wie Engler (a. a. O. 1899 S. 201) bemerkt, treten in der entwicklungsgeschichtlichen Pflanzengeographie hauptsächlich zwei Forschungsrichtungen hervor: die eine Richtung geht aus von der Analyse der einzelnen Floragebiete, von der Feststellung der Verbreitung ihrer einzelnen Bestandteile in der Gegenwart und wenn möglich auch in der Vergangenheit auf Grund fossiler Befunde; es ist dies also im wesentlichen eine Entwicklungsgeschichte der Florengebiete, für welche die Erdgeschichte, insbesondere die jüngeren Epochen die notwendigste Grundlage bietet. — Die andere Richtung ist die systematisch entwicklungsgeschichtliche oder phylogenetische. Hier handelt es sich darum, jede Form oder Art nicht für sich, sondern im Zusammenhang mit ihren Verwandten zu betrachten; hier kommt es vorzugsweise darauf an, auf möglichst breiter Grundlage, durch morphologische und anatomische Untersuchungen festzustellen, welche Formen eines Verwandtschaftskreises sich am meisten dem ursprünglichen Typus nähern, welche Formen sich mehr von demselben entfernen und als die später entwickelten anzusehen sind, auch zu ermitteln, wie sich die einzelnen Areale der einzelnen Arten zueinander verhalten.

Der erste, der in der florageschichtlichen Pflanzengeographie bahnbrechend wirkt, war Joseph Hooker, für den die reichen Sammlungen Darwins Anregung wurden, sich intensiv mit der Flora der Galapagos-Inseln[8] zu beschäftigen. Die zahlreichen Endemismen auf dieser Inselgruppe, die nahe verwandten Arten auf den einzelnen Inseln und dazu die aus anderen Ländern eingewanderten Typen gaben ihm ein klares Bild der botanischen Geschichte. In gleicher Weise studierte er die Flora der Antarktis; nachdem er schon früher[9] die Sammlungen der englischen Südpolexpedition studiert hatte, bearbeitete er in besonders eingehender Weise die Florengeschichte der Insel Tasmania.[10] In dieser vorzüglichen Arbeit legt er seine Gedanken über die dortige Flora mit staunenerregendem Scharfblick nieder, zugleich kommt seine umfassende

[8] Hooker, J. D., On the vegetation of the Galapagos Archipelago as compared with that of some other tropical islands of the continent of America. Transact. Linn. Soc. XX (1847). S. 235 ff.

[9] Hooker, J. D., The botany of the antarctic voyage of H. M. ships Erebus and Terror I. Flora antarctica 1844—47. II. Flora Novae Zeelandiae 1853—55. III. Flora Tasmaniae 1860.

[10] Hooker, J. D., Introductory essay to the flora of Tasmania; On the flora of Australia, its origin, affinities and distribution 1859 (nach Engler a. a. O.).

Kenntnis der Formenkreise zur Geltung. In ähnlicher Weise behandelten Hemsley[11] und zahlreiche andere die Fragen der floristischen Zusammensetzung, namentlich der Inseln und anderer isolierter Landstriche. Kurz vorher hatte Engler sein obenerwähntes Werk „Versuch einer Entwicklungsgeschichte" geschrieben. Angeregt, besonders durch die Arbeiten der genannten Forscher und dann auch besonders durch die fortschreitende Kenntnis der diluvialen Ablagerungen und ihrer Flora wuchs die Literatur über die Entwicklung der Flora einzelner Gebiete außerordentlich stark; es würde hier zu weit führen, auch nur die umfangreichsten einzeln anzuführen. Soweit sie nicht weiter unten bei den einzelnen Abschnitten erwähnt sind, muß auf Englers „Entwicklung der Pflanzengeographie" (a. a. O. S. 205 ff.) verwiesen werden.

Die systematisch-entwicklungsgeschichtliche oder phylogenetische Pflanzengeographie behandelt jede Art der Form nicht für sich, sondern im Zusammenhang mit ihren Verwandten. Es handelt sich hier, wie schon oben S. 11 bemerkt, darum, festzustellen, welche Formen eines Verwandtschaftskreises sich am meisten dem ursprünglichen Typus nähern, welche Formen sich mehr von demselben entfernen und als die später entwickelten anzusehen sind, und zu ermitteln, wie sich die einzelnen Areale der einzelnen Arten zueinander verhalten (Engler a. a. O. S. 201). Die älteren Forscher vor Darwin, die an der Schöpfungsgeschichte festhielten, konnten naturgemäß auf diesem Gebiete nicht mit fortschreiten, wenn auch sie schon oft auf den Zusammenhang und die Verbreitung bestimmter Gattungen und Familien aufmerksam wurden.

Der erste, der einen bestimmten Formenkreis über die ganze Erde untersuchte, in Gruppen gliederte, die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gruppen untersuchte und daraufhin die Erde in pflanzengeographische Regionen oder Gebiete gliederte, war Bentham.[12] Dieses Werk war grundlegend, und es folgten bald zahlreiche andere, so z. B. Martius[13] mit seiner bekannten Darstellung der Verbreitung der Palmen, die er auch noch in späteren Arbeiten behandelte,[14] und die dann von Drude[15] eingehend studiert wurden. Die gleichfalls

---

[11] Hemsley, W. B., Report on the present state of Knowledge of various insular floras. In Botany of the Voyage of H. M. S. Challenger 1873—76. Bd. I. (1885).

[12] Bentham, Geo. Labiatarum genera et species. London 1832—36.

[13] Martius, K. F. P. von, Verbreitung der Palmen in der alten Welt mit besonderer Rücksicht auf die Florenreiche. München 1839.

[14] Martius, K. F. P. von, Historia naturalis I. Palmarum rationes geographicae. Lipsiae 1831—50.

[15] Drude, Osk., Die geographische Verbreitung der Palmen in Petermanns Mitteilungen 1878 und in Berghaus, Physikalischer Atlas.

für die Erdgeschichte so wichtige Familie der Nadelhölzer fand in der Folge ebenfalls eine Reihe von systematisch-pflanzengeographischen Bearbeitungen.[16] Während die Palmen als besonders charakteristische Familie der Tropenvegetation wichtig erschienen, waren es die Coniferen im allgemeinen für die kühleren Gebiete.

Während es bei diesen genannten Arbeiten und bei einer größeren Zahl anderer (die wichtige Literatur wieder bei Engler 1899, S. 225) fast ausschließlich um eine Darstellung der früheren oder jetzigen tatsächlichen Verhältnisse handelte, mußte erst die Kenntnis von der Veränderlichkeit der Arten und damit ihrer Anpassungsfähigkeit an abweichende Lebensverhältnisse Allgemeingut der naturwissenschaftlichen Forschung werden, und außerdem mußte die Eiszeit und ihre Folgen als unbestrittene Tatsache betrachtet werden, ehe die arten- und formenreiche Zersplitterung mancher Pflanzengruppen und ihre Wanderungen die richtige Deutung erfahren konnten.

In der Folge erschienen eine große Zahl von Arbeiten, die die beobachteten Tatsachen teils durch die Darwinsche Selektionstheorie erklärten, teils gegen diese auftraten. Das Übereinstimmende der widerstreitenden Anschauungen war, daß die Lebewelt sich fortschreitend entwickelt hat, daß aus alten Typen, die erhalten sein können oder auch ausgestorben sind, neue Formen und Formenkreise sich entwickelt haben, die, wenn sie vereinzelt an bestimmte Standorte gelangt sind, dort isolierte Endemismen darstellen, wenn sie in Gruppen auftreten, oft schwer systematisch zu gliedernde Formenkreise geliefert haben. Kerner von Marilaun veröffentlichte 1869 seine viel studierte Arbeit: Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, ein Beitrag zur Lehre von der Entstehung und Verbreitung der Arten, gestützt auf die Verwandtschaftsverhältnisse, geographische Verbreitung und Geschichte der *Cytisus*-Arten aus dem Stamme *Tubocytisus*. 1872 erschien A. Englers Monographie der Gattung *Saxifraga* mit besonderer Berücksichtigung der geographischen Verhältnisse. Die Gattung *Saxifraga* als ausgesprochene Gebirgsbewohnerin lieferte so reiches Material, daß es Engler auch vielfach bei seinem oben (S. 10) erwähnten Versuch einer Entwicklungsgeschichte verwerten konnte. In der Folge beschäftigten sich denn

---

[16] Beinling, Über die geographische Verbreitung der Coniferen 1858. — Hildebrandt, Die Verbreitung der Coniferen in der Jetztzeit und in den früheren geologischen Perioden, in Verhandl. Naturhist. Ver. d. Rheinlande u. Westf. XVIII (1861). — R. Brown, Die geographische Verbreitung der Coniferen und Gnetaceen, in Petermanns Mitteil. 1872. — A. Engler in Engler u. Prantl, Natürliche Pfanzenfamilien II. 1. S. 53 ff. (1887).

Engler selbst, zahlreiche seiner Schüler und auch viele auswärtige Forscher mit der systematisch-pflanzengeographischen Gliederung und Entwicklungsgeschichte einzelner Gattungen oder Familien.[17]

Jede Art muß im äußeren und im inneren Bau mit den Naturverhältnissen, unter denen sie lebt, im Einklange sein,[18] und kann sie sich, wenn sich jene ändern, ihnen nicht anpassen, so wird sie von andern Arten verdrängt werden oder ganz zugrunde gehen. Dieselbe Fähigkeit der Anpassung muß eine Art besitzen, wenn sie in andersgeartete Gebiete einwandern kann. — Es ist dies eine der wichtigsten und ersten Aufgaben der ökologischen Pflanzengeographie, die Epharmonie[19] der Art, die man ihre Lebensform (growth form, forme biologique) nennen kann, zu verstehen. Diese Aufgabe führt tief in morphologische, anatomische[20] und physiologische Studien ein, sie ist sehr schwierig, aber sehr anziehend, sie kann noch in wenig Fällen befriedigend gelöst werden, aber die Zukunft gehört ihr. Bei ihr stoßen wir auch auf die Frage nach dem Ursprunge der Arten. Engler hat die Gattung *Rhus* der Anacardiaceen als eine solche bezeichnet, bei welcher die Verbreitungserscheinungen auffällige Übereinstimmung mit der systematischen Gliederung zeigen; er hat diese Gattung genau studiert, so daß er über die natürlichen Verwandtschaftskreise durchaus sicher sein konnte, und da eine große Anzahl fossiler Pflanzenreste des Tertiär als *Rhus* bezeichnet waren, so unternahm er eine phylogenetisch-pflanzengeographische Studie: Über die morphologischen Verhältnisse und die geographische Verbreitung der Gattung *Rhus*, sowie die mit ihr verwandten, lebenden und ausgestorbenen Anacardiaceae.[21] Er konnte zeigen, daß die Verbreitung der lebenden Arten von *Rhus* einen Einblick in die Geschichte der Gattung gewährt und mit allgemeinen Verbreitungssätzen in Einklang steht, daß aber von den fossilen, den Anacardiaceen zugerechneten

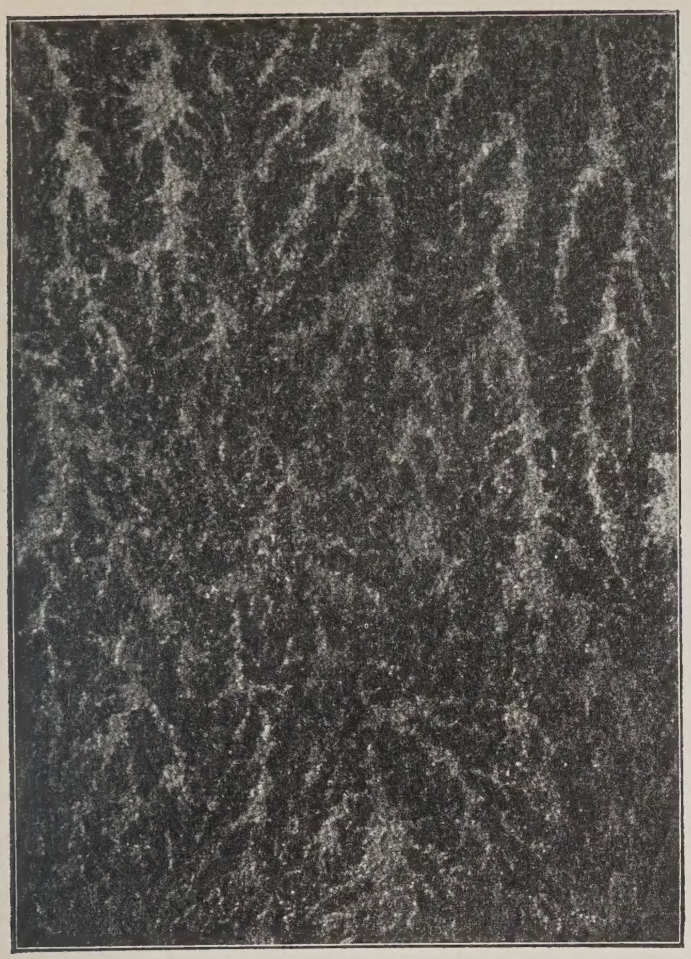
[17] Die wichtige Literatur wieder bei A. Engler, Entwicklung der Pflanzengeographie 1899. S. 228 ff.

[18] Warming, Eug., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. S. 5.

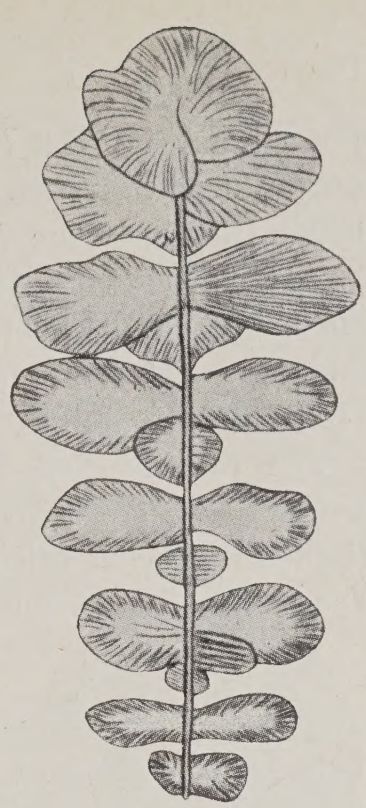
[19] Vesque bezeichnet (L'espèce végétate considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. sc. nat. 6. sér. XIII. [1882]) „l'épharmonie" als „l'état de la plante adaptée" und „Epharmose" als die allmähliche Anpassung der 70 pflanzlichen Formenkreise und ihrer einzelnen Organe an neue Lebenslagen, also an verschiedene Standorte (Pflanzenvereine) und abweichende Klimata.

[20] Die Anatomie der Pflanzen ist in neuerer Zeit, namentlich durch G. Haberlandt und seine Schulen, in der Richtung gefördert worden, daß die Abhängigkeit zwischen dem inneren Bau und den Lebensbedingungen der Umgebung in den Vordergrund gerückt wurden.

[21] Englers Botan. Jahrb. I (1881), vgl. auch Entwicklung der Pflanzengeographie, S. 229.



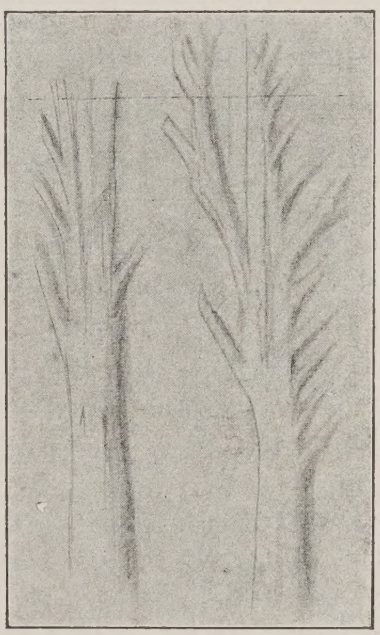
1



2

4

3



5

Fig. 1—5. Pseudofossilien. 1. Dendrit (als Alge gedeutet). (Nach Gothan.) 2. Schwefelkiesdendrit als Urfarn *(Eopteris)* beschrieben. (Nach Schimper.) 3. Künstlicher Kochsalzdendrit. (Nach Gothan.) 4. Fossile Rieselspuren *(Phycodes).* (Nach Gothan.) 5. Künstliche Rieselspuren. (Nach Meunier.)

Formen nur ein Teil vor der Kritik bestehen kann. Mit derselben Gattung beschäftigte sich später Diels.[22] Von ähnlichen Gesichtspunkten behandelte Pax die Ahornarten[23] und die Primeln.[24] Schließlich hat Wettstein[25] eine Anzahl vielgestaltiger Formenkreise studiert (vgl. auch unter Saisondimorphismus), und zwar nicht nur in den Herbarien und anderen Standorten, sondern auch in der Kultur und hat dadurch wichtige Daten zur Erkenntnis der Bildung der Arten und Formenkreise geliefert.

Von den fossilen Resten (Versteinerungen, Abdrucke usw.) der Lebewesen in früheren Erdperioden, sind im allgemeinen die tierischen deutlicher erhalten und in fast allen Teilen leichter zu deuten. Die Tiere haben zum größten Teile äußere Schalen oder ein inneres Knochenskelett; beide erhalten sich in geologischen Schichten leicht. Viel anders die Pflanzen; das große Heer der niedrig stehenden Pflanzen, der Algen, Pilze, Flechten, Moose usw. haben so gut wie kein Skelett, und lange war es auch unmöglich, außer den Abdrükken von Pflanzenresten, die häufig irrtümliche Deutungen zulassen und bei denen anatomische Untersuchungen zur Sicherstellung der Zugehörigkeit nicht auszuführen waren, verkohlte Reste (Stein-, Braunkohle usw.) genauer zu untersuchen, und so hatte man verhältnismäßig frühzeitig ein Bild des Aufbaues der Tierwelt und seiner Fortentwicklung im Laufe der Erdperioden, während die Kenntnis des Pflanzenlebens sich immer auf gewisse sichere fossile Reste stützte und daher äußerst lückenhaft blieb. Je älter die Formationen waren, desto unsicherer wurden im allgemeinen die Deutungen der pflanzlichen Reste. Da, wie gesagt, eine anatomische Nachprüfung vielfach unmöglich war, so wurden oft

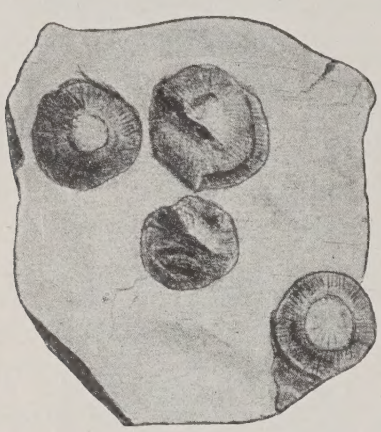


Fig. 6. Als Palmsamen gedeutete anorganische Knollen (*Guilelmites*). (Nach Geinitz.)

---

[22] Diels, L., Die Epharmose der Vegetationsorgane bei *Rhus L. Gerontogeae*. Englers Botan. Jahrb. XXIV (1898).

[23] Pax, F., Monographie der Gattung Acer. Englers Jahrb. VI (1885), VII (1886). Vgl. auch Engler, Pflanzenreich Heft 8.

[24] Pax, F., Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Englers Jahrb. X (1888); Pflanzenreich (mit R. Knuth) Heft 22.

[25] Wettstein, R. von, Unterredungen über die Sektion *Laburnum* der Gattung *Cytisus*. Österr. Botan. Zeitschr. XL (1890), XLI (1891). — Die Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha*. Österr. Botan. Zeitschr. XLI (1891), XLII (1892). — Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana*, Denkschr. Akad. Wiss. Wien LXIV (1896). — Monographie der Gattung *Euphrasia* (1896). Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pfanzensystematik. Jena 1898.

die Gebilde, die durch rein physikalische Vorgänge entstanden sind (Dendriten usw.) als Abdrücke von Pflanzen gedeutet oder auch als solche beschrieben (vgl. Fig. 1—6).

Die so sehr viel bessere Kenntnis der tierischen Reste und ihre Verwandtschaft brachte es mit sich, daß man die geologischen Horizonte, die sich aus der Untersuchung der einzelnen Länder ergaben, nach bestimmten leicht kenntlichen („Leit"-)Fossilien benannte und die notwendige Gliederung nach den tierischen Resten vornahm. Lange Zeit fand diese Einteilung der Erdperioden allein Anwendung, und durch Jahrzehnte hindurch behandelten die Vorlesungen über „Palaeontologie" lediglich die tierischen Reste. Die allgemein verbreitete Gliederung der Schichten war folgende:

A. **Altzeit oder Palaeozoikum der Erde.**
   1. Archaikum (Gneise, Phyllite usw. ohne Spuren von Lebewesen).
   2. Praekambrium.
   3. Kambrium.
   4. Silur.
      a) Untersilur.
      b) Obersilur.
   5. Devon.
      a) Unterdevon.
      b) Mitteldevon.
      c) Oberdevon.
   6. Karbon oder Steinkohlenformation.
      a) Unterkarbon (Kulm, Kohlenkalk, so gut wie kohlefrei).
      b) Oberkarbon oder eigentliche Steinkohlenzeit.
   7. Perm oder Dyas.
      a) Rotliegendes.
      b) Zechstein.

B. **Mittelzeit oder Mesozoikum der Erde** (Vorherrschaft der Saurier, der Ammoniten und Belemniten und der nacktsamigen Pflanzen [Gymnospermen]).
   8. Trias.
      a) Buntsandstein.
      b) Muschelkalk.
      c) Keuper (oberster Keuper = Rät).
   9. Juraformation.
      a) Schwarzer Jura oder Lias.
      b) Brauner Jura oder Dogger.
      c) Weißer Jura oder Malm.

10. Kreide.
    a) Wealden oder Wälderton.
    b) Neocom.
    c) Gault.
    d) Cenoman.
    e) Turon.
    f) Senon.

C. **Neuzeit oder Kaenozoikum der Erde** (Vorherrschaft der Säugetiere und bedecktsamigen Pflanzen [Angiospermen]).

11. Tertiär (Braunkohlenformation).
    a) Eocaen.
    b) Oligocaen.
    c) Miocaen.
    d) Pliocaen.

12. Diluvium oder Eiszeit.
13. Alluvium oder Jetztzeit.

} Quartär oder Plistocaen.

Wohl der erste, der eine umfassende Darstellung der pflanzlichen Fossilien versuchte, war Solms-Laubach.[26] Ein Jahrzehnt später folgte Potonié,[27] der auf Grund seiner sehr umfassenden Kenntnisse auf dem Gebiete der pflanzlichen Fossilien, in erster Linie der Karbonflora und zugleich auf systematischem und morphologischem Gebiete eine Entwicklungsgeschichte des Aufbaues der höheren Pflanzen aus einfachen Anfängen gab, nachdem schon Schenk[28] in Zittels bekanntem Handbuch der Palaeontologie die Phytopalaeontologie gegeben hatte. Bald folgte ein umfangreiches vierbändiges Werk von Seward,[29] in dem aber die angiospermen Pflanzen nicht mehr behandelt worden sind, und gleichzeitig resp. wenig später einige andere Werke.[30] Ganz besonders verdient um die Erforschung und Darstellung der Entwickelung der Pflanzenwelt ist aber W. Gothan, dessen grundlegenden Arbeiten wir hier im wesentlichen folgen werden. Schon in der erwähnten 2. Auflage von Potoniés, seines

[26] Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Palaeophytologie. Leipzig 1887.

[27] Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin 1897—99. 2. Aufl. von W. Gothan, 1819—20.

[28] Schenk, B., Palaeophytologie in Zittels Handbuch der Palaeontologie II. München 1890.

[29] Seward, A. C., Fossil plants. London 1898—1919.

[30] Zeiller, R., Elements de Paléobotanique. Paris 1900. — Scott, D. H., Studies in Fossil Botany. London 1900. 2. Aufl. 1909. — The evolution of plants. New-York-London 1911. — Extract plants and problems of evolution. London 1924. — Berry, E. W., Paleobotany, a sketch of the origin and evolution of floras. Washington 1920. — Vgl. auch Stopes, M. C., Ancient plants. London 1910.

Lehrers, Lehrbuch der Palaeobotanik hat er das damals bekannte verwertet. Neben einer Anzahl von Abhandlungen veröffentlichte er eine Reihe selbständiger Schriften, so 1912 Aus der Vorgeschichte der Pflanzenwelt[31], 1926 erschien sein Pflanzenleben der Vorzeit[32] und ganz neuerdings: Die Entwicklung der Pflanzenwelt. Grundzüge der Palaeobotanik.[33] Von der richtigen Voraussetzung ausgehend, daß die Pflanzen eher vorhanden sein mußten, als die Tiere, da diese ja ohne organische Nahrung nicht existieren konnten (vgl. unten), und daß die Fortentwicklung des Pflanzenreiches zu den verschiedenen höheren Stadien oder Entwicklungsstufen dann auch einen weiteren Fortschritt des Tierreiches nach sich gezogen hat, hat Gothan schon in seinen früheren Arbeiten versucht, eine wirkliche, den natürlichen Verhältnissen entsprechende Darstellung der Entwicklung der Lebewesen auf der Erde zu geben, und mit der zunehmenden Kenntnis von dem morphologischen und anatomischen Aufbau der fossilen Reste bis zu den ältesten geologischen Epochen hat er in seinen letzten Werken den Fortschritt der Pflanzenwelt als Haupteinteilungsprinzip gewählt. Da wir im folgenden der Darstellung Gothans folgen wollen, so sei hier seine Darstellung wiedergegeben:

Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Zeitalter

A. **Altzeit oder Palaeophytikum.**
Die 1. Periode der Pflanzenwelt: Die Algenzeit (vom Kambrium bis zum Silur).
Die 2. Periode der Pflanzenwelt: Psilophytenzeit (vom älteren bis zum mittleren Devon).
Die 3. Periode der Pflanzenwelt: Die Pteridophyten- oder Gefäßkryptogamenzeit (vom Oberdevon bis zum Rotliegenden).

B. **Mittelzeit oder Mesophytikum.**
Die 4. Periode der Pflanzenwelt: Die Zeit der nacktsamigen Gewächse oder Gymnospermen (vom Zechstein bis zur untersten Kreidezeit).

C. **Neuzeit oder Kaenophytikum.**
Die 5. Periode der Pflanzenwelt: Die Angiospermenzeit, die Zeit der Blumenpflanzen (von der älteren Kreide bis zur Jetztzeit).

[31] Höller u. Ulmer, Naturwissenschaftliche Bibliothek für Jugend und Volk. Leipzig, Quelle & Meyer.

[32] In Jedermanns Bücherei. Breslau, Ferdinand Hirt.

[33] Schmidt, C. W., Natur und Mensch, Die Naturwissenschaften und ihre Anwendungen. II. Das Leben und seine Entwicklung. Berlin, W. de Gruyter & Co. 1926.

1. Periode. Die Algenzeit.
(Kambrium bis Silur)

Die Uranfänge organischen Lebens zu ermitteln, haben sich die denkenden Menschen zur Aufgabe gemacht, solange es eine naturwissenschaftliche Betrachtung und philosophisches Denken gibt. Aber soviel geistige Kraft auch auf diese Frage verwandt wurde, bis heute ist noch keine irgendwie plausible Erklärung, geschweige denn ein Beweis für den Beginn des Lebens gegeben worden. Als ehrlicher und unparteiischer Naturwissenschaftler muß man Schwendener zustimmen, der in seiner Ansprache an seine Schüler an seinem 80. Geburtstage seinen Standpunkt dahin präzisierte: da weder die Monisten die selbständige Entstehung auch nur des kleinsten Klümpchens Protoplasma gesehen oder dargestellt haben, noch auch die Herkunft des Lebens von anderen Gestirnen (wodurch die Frage ja auch nur verschoben wird) oder durch unbekannte unerforschte höhere Kräfte jedes naturwissenschaftlich exakten Beweises entbehre, habe er in seinen mechanischen Problemen usw. stets haltgemacht vor dem Protoplasma als einem mathematisch exakt nicht mehr zu behandelnden Dinge unbekannter Herkunft. Nach unserer heutigen Kenntnis steht so viel fest, daß die ersten Lebewesen der Erde die Fähigkeit gehabt haben müssen, aus der allein auf dem Erdball ursprünglich vorhandenen anorganischen Substanz organische Verbindungen zu erzeugen, sie müssen schon einen Stoff (Blattgrün oder Verwandtes) besessen haben, der unter der Einwirkung des Sonnenlichtes und der atmosphärischen Kohlensäure die organischen Verbindungen (Kohlenstoffverbindungen) zusammensetzen konnte, da ja ihr Körper in allen wichtigen Teilen aus diesen Stoffen zusammengesetzt ist. Noch vor wenigen Jahrzehnten glaubte man, daß diese Verbindungen auf chemischem Wege überhaupt nicht herzustellen seien, daß eine geheimnisvolle Kraft, die „Lebenskraft“ dabei nötig sei. Nachdem man aber zahlreiche organische Verbindungen jetzt synthetisch hergestellt hat, kennt man ihren innigen Zusammenhang mit der sogenannten anorganischen Chemie.

Die niedrigst stehenden oder besser einfachst gebauten Organismen, die wir kennen (Myxomyceten, „Schleimpilze“) besitzen diese Fähigkeit aber nicht, sie müssen also schon Abkömmlinge der Urwesen sein; sie werden von den Zoologen zu den Tieren gerechnet. Die einfachst gebauten unter den Lebewesen, die die Fähigkeit der Kohlensäureassimilation besitzen, sind, auch wenn sie nur aus einer Zelle bestehende Algen sind, doch schon reich differenziert. Sie haben

Zellwände, Protoplasma und Zellkerne, also schon innere Organe mit bestimmten Aufgaben. Als die ersten Lebewesen, deren Verwandte noch auf uns gekommen sind, die noch heute leben, sind vielleicht[34] blaugrüne Algen[35] anzusehen. In den Karlsbader Quellen leben sie bei einer Temperatur von 57° (Agardh, Pfeffer), in ähnlicher Wärme sind sie mehrfach beobachtet, bei Las Trincheras in Venezuela sollen sie sich noch bei über 80° finden, eine Angabe, die allerdings der Kontrolle bedarf. Jedenfalls aber zeigt diese Pflanzengruppe wie keine andere heute die Fähigkeit warmes Wasser zu ertragen und in ihm zu wachsen (vgl. unten Wärme), sie kann also zu einer Zeit auf der Erde gelebt haben, wo zwar schon tropfbar flüssiges Wasser vorhanden war, dieses aber wegen der noch unvollkommenen Abkühlung des Erdballes überall warm war. Dieser Stamm des Pflanzenreiches, der in sehr vielen Eigenschaften von dem Gros unserer Pflanzen abweicht, hat es nicht zu einer hohen Entwicklung gebracht; sie sind stets Bewohner des Wassers oder doch feuchter Orte geblieben und sind kaum höher differenziert als die später zu erwähnenden grünen Fadenalgen. Möglich[36] ist, daß die schön rosenroten bis violetten Blütenalgen (Rhodophyceen, Florideen) der Meere mit ihren komplizierten Befruchtungsformen ihre höchst entwickelten Nachkommen darstellen.

Die Anfänge des Tierreiches haben sich sicher sehr frühzeitig vom Pflanzenreiche abgespalten, eine Reihe von Formenkreisen sind entstanden, die auf der Grenze zwischen beiden Reichen stehen, von den Botanikern wie den Zoologen für sich in Anspruch genommen werden (s. die Schleimpilze, *Spirochaete*, die Flagellaten usw.[37] — Sobald genügend organische Substanz auf der Erde gebildet war, resp. genügend Kohlenhydrate produzierende assimilierende Lebewesen vorhanden waren, werden schon jene Formen von Organismen entstanden sein, die von der assimilierten organischen Substanz leben, die also anstatt durch die Verarbeitung anorganischer Stoffe das Quantum organischer Substanz vermehren, es dadurch verminderten, daß sie schon vorhandene organische Verbindungen zu ihren Lebensäußerungen verbrauchten, sie im wesentlichen wieder in Mineralstoffe, Kohlensäure und Wasser zerlegten, also tierisch lebten. — Es brauchen solche

---

[34] Warming, Eug., Oecology of plants S. 151 (1909). Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. S. 123.

[35] Vgl. ihre schwärzlichen Überzüge auf feuchter beschmutzter Erde und an feuchten Mauern.

[36] Vgl. Engler, Ad., Syllabus. 10. Aufl. S. 31.

[37] Vgl. Engler, Ad. Syllabus, 6. Aufl. S. 5 ff., 10. Aufl. S. 3, 8, 9.

tierisch lebenden Organismen nicht gleich Tiere zu sein, wie das zahlreiche Vorkommen derartig vegetierender Pflanzen in allen Teilen des Pflanzenreichs (als Fäulnisbewohner oder als Parasiten) beweist, aber bei den niedrigstehenden Gruppen der Lebewelt sind die Grenzen, wie bemerkt, oft schwer zu ziehen. Schon aus den oben erwähnten blaugrünen (oder Spalt-)Algen ist eine Gruppe hervorgegangen, die die Fähigkeit verlor, plastisches Material zu erzeugen, die also von der Zersetzung desselben lebt, sie hat wie alle diese in tierischer Weise lebenden, Kohlensäure in überwiegender Menge aushauchenden Pflanzen kein Blattgrün zur Assimilation mehr; es ist die große Gruppe der Bakterien oder Spaltpilze (mit dem Namen „Pilze" bezeichnet man alle jenen aus den verschiedenen Gruppen der niederen Pflanzen hervorgegangenen blattgrünlosen parasitisch oder fäulnisbewohnend lebenden Formenkreise, die z. T. jeder näheren Verwandtschaft untereinander entbehren [38]) eine Gruppe, die durch ihre Zersetzung toter und lebender organischer Substanz noch jetzt eine so wichtige Rolle spielt.

Von der einzelligen blattgrünführenden Alge müssen wir jedenfalls ausgehen, wenn wir die Entwicklung des Pflanzenreiches [39] uns klar machen wollen. Ohne erkennbare Verwandtschaft existieren neben den blaugrünen Spaltalgen gleichfalls z. T. sehr einfach gebaute echte grüne Algen (mit mehr oder weniger grasgrünem Blattgrün, reinem Chlorophyll), die wir wohl für die Vorfahren aller höheren Pflanzen halten müssen. Die einzellige Alge teilt sich meist in zwei Teile, die dann wieder selbständig werden. Einen Schritt weiter bedeutet es, wenn die so aus einer Zelle hervorgehenden Individuen sich zu einer Kolonie zusammenschließen, so daß also nicht jede Zelle einzeln schwimmt. Die für uns wichtigste und in mancher Beziehung auch einfachste Form einer solchen Kolonie ist der Faden.

Die sich stets in einer Richtung teilenden Zellen lösen sich nicht voneinander, sondern bleiben zusammen, so daß sie einen Zellfaden darstellen. Solange in einem solchen Faden alle Zellen an der Teilung usw. teilnehmen, sind sie alle gleichwertig; sobald aber z. B. nur die Endzellen des Fadens sich teilen, also nur diese die Verlängerung des Fadens bewirken, die übrigen aber ausschließlich mehr die Assimilation usw. besorgen, ist es schon schwer zu sagen, wo hier die Kolonie aufhört und das Gebilde als ein selbständiges mehrzelliges Individuum betrachtet werden muß. Es herrschen hier also ähnliche Verhältnisse wie bei manchen rasen- und polsterbildenden oder kriechenden höheren Pflanzen, bei denen die einzelnen Sprosse oft

[38] Vgl. Engler, Ad., Syllabus. 10. Aufl. S. 8, Fußnote.

[39] Vgl. Graebner, Pädagogisches Archiv. 1910.

lange in Verbindung und Abhängigkeit von dem vorhergehenden Sprosse (Muttersprosse) bleiben, aber schließlich alle als selbständige Individuen weiter wachsen.

Sobald Teile der Erdoberfläche so weit abgekühlt waren, daß deutliche Jahreszeiten ausgeprägt waren, daß also Sommer und Winter, Feuchtigkeit und Trockenheit, für die Pflanzen (auch im Wasser) günstige und ungünstige Perioden, wechselten, haben sich auch schon die einfach gebauten Gewächse dem anpassen müssen, damit sie diese Klimate bewohnen konnten; sie mußten Zustände erzeugen, in denen sie die ungünstigen Jahreszeiten in völliger Ruhe überdauerten, einen Ruhe- resp. Dauerzustand. Sie taten das dadurch, daß sie eine Zelle mit einer derben Haut umgaben (Spore) und sie so vor den Unbilden der Witterung schützten. Wenn nun diese Dauerzustände in den eben erwähnten Algenfäden nur aus einigen Zellen des Fadens erzeugt wurden, die übrigen ihr plastisches Material aber an diese Dauerzelle abgaben und dann abstarben, kann man unmöglich alle Zellen als gleichwertige Individuen ansehen, es hat ein Zusammenschluß der Zellen zu einem mehrzelligen Individuum stattgefunden.

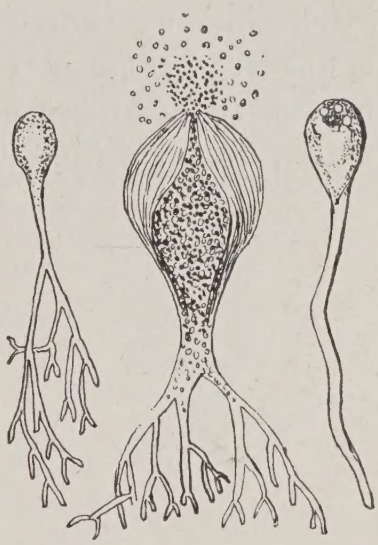


Fig. 7. *Botrydium granulatum.* Links junge Pflanze; in der Mitte ältere Pflanze, Schwärmsporen bildend. Rechts junge Pflanze von *Protosiphon.* (Nach Woronin.)

Sehr frühzeitig macht sich schon die Tendenz zur Festheftung des Körpers an festen Gegenständen bemerkbar. Wie fast alle sehr zweckmäßigen und für das Pflanzenleben wichtigen Einrichtungen kommen solche Organe zur Festheftung des Individuums unabhängig voneinander in den verschiedensten Gruppen des Pflanzenreiches und oft in verschiedener Ausbildung und Form wieder vor. Selbst einzellige Lebewesen können sich festheften, sogar in losem Boden mit wurzelähnlichen Ausstülpungen (*Botrydium,* Fig. 7). Bei den mehrzelligen Algen ist meist ein Saugfuß vorhanden, zu dem sich gleich die eine Hälfte des aus der Spore erwachsenden jungen Individuums umbildet. Die Festheftung des Ganzen bedeutet für die Pflanzen einen großen Schritt vorwärts, namentlich für die Ernährung; das sauerstoff- und nahrungführende Wasser kann, sich stets erneuernd, als fließendes an ihnen vorbeistreichen, ohne daß sie selbst aufs Ungewisse hin sofort mitgeführt werden, die Atmung und damit die Assimilation wird gesteigert.

Wenn nun die Verlängerung des Fadens gegenüber andern klein bleibenden Formen schon einen Vorteil im Kampf ums Dasein gewährt, so kann die Verlängerung bei der mechanischen Schwäche des Fadens natürlich nur beschränkt sein, da der Faden bald durch die Reibung des Wassers zerrissen wird. Eine weitere Vervollkommnung bedeutet daher die Fähigkeit zur Verzweigung und Verästelung, die es der gekräftigten Pflanze eher ermöglicht einen großen Raum zu bedecken, auch gegen die Konkurrenz anderer, die alle in einzelnen Fäden vom Grunde aufwachsen und jede Platz für den anheftenden Saugfuß haben müssen. Wir finden deshalb die zur Büschelbildung führende Verzweigung schon bei nahen Verwandten einfacher Zellfäden (*Coleochaetaceae, Oedogoniaceae*). In derselben Klasse, zu der diese beiden Familien gehören (*Ulotrichales = Confervales*), treten schon weitere Anpassungen auf, die es den Pflanzen ermöglichen, mehr Raum für sich in Anspruch zu nehmen, mehr Stoff zu produzieren und dadurch kräftiger und größer zu werden. Aus dem einfachen Zellfaden wird ein mechanisch viel festeres Gebilde, wenn die Teilung der Zellen nach zwei Richtungen (nicht nur nach einer) des Raumes vor sich geht, wenn statt des Zellfadens Zellflächen entstehen; fast gleichzeitig, auch bei nahen Verwandten schwankend (*Ulvaceae* usw.), tritt dann, wenn auch in geringerem Maße (oder nur in gewissen Teilen) die Zellteilung auch in der dritten Richtung des Raumes ein, die Zellflächen werden mehrschichtig, es kommen Zellkörper zustande, die natürlich die mechanische Festigkeit des ganzen Körpers noch erheblich vergrößern, ihm ein großes Übergewicht über die einfachen Fadenalgen verleihen.

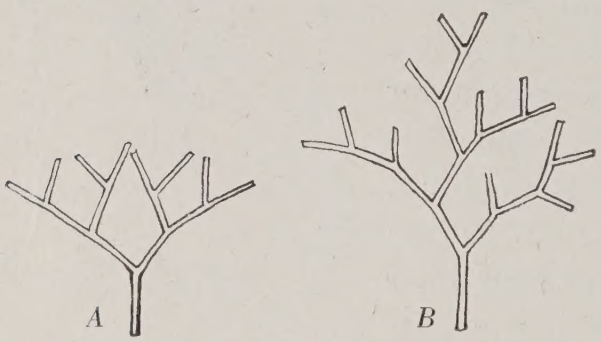


Fig. 8. Schema dichotomer Verzweigungen. *A* mit gleichwertigen, *B* mit abwechselnd geförderten Gabelästen (Orig.).

Für die Wasservegetation wird auch bei dieser Gestaltung des Pflanzenkörpers die lange schmale, die Bandform, die zweckmäßigste sein, da sie der Wasserbewegung am besten nachgeben und so die stärksten Strömungen an sich vorbeigleiten lassen kann, ohne zu zerreißen. Auch hier wird natürlich bald eine Verzweigung für die Ausbreitung des Individuums sorgen, und zwar werden wir hier die Büschelverzweigung, die durch die Gabelspaltung (Dichotomie) zustande kommt, als die primäre ansehen müssen, da nur mit einer einzigen Scheitelzelle an der Spitze der Triebe der Zuwachs erfolgt.

Die Scheitelzelle spaltet sich dabei in zwei gleiche, die nun jede ihrerseits Zellen abspalten (Fig. 8). Die Büschelverzweigung erlaubt den Pflanzen also einen dichten Busch oder Rasen zu bilden, und so finden wir sie vorwiegend bei den Bewohnern in bewegtem Wasser, in der Brandung der Küsten usw. In ruhigerem Wasser wird die Verlängerung des ganzen Individuums von großer Wichtigkeit sein, weil die größten Pflanzen die kleineren überragen, überwachsen, ihnen Licht und Nahrung nehmen. Je größer ein Individuum ist, desto mechanisch fester muß es sein. Da die Wasserpflanzen im wesentlichen auf Zug in Anspruch genommen werden, ist die zweckmäßigste Anlage die einer mechanisch derben Schicht in der Mitte der Längsrichtung des ganzen Gebildes, d. h. wir sehen sehr bald eine stärkere Verdickung der Mitte, des flachen Körpers, also die Ausbildung eines mittelrippenartigen festen Teiles, an dem die dünneren bis häutigen Teile flügelartig sitzen. Am besten sieht man diese Ausbildung solcher Organe an der eine besondere Abteilung bildenden, durch braunen Farbstoff (Phycophaein) ausgezeichneten Gruppe der Braunalgen oder Tange (*Phaeophyceae*).

Fig. 9. *Selaginella*, Sproßsystem aus dichotomer Verzweigung mit abwechselnd geförderten Gabelästen hervorgegangen (vgl. Fig. 8 *B*). Original nach der Natur, E. Graebner.

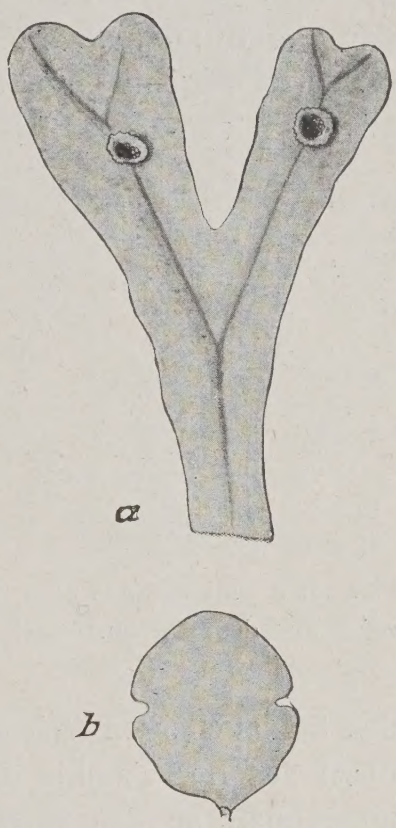


Fig. 10. Dichotome Verzweigung (*Marchantia*). (Nach Miguła.)

Bis zu dieser Vollkommenheit war wahrscheinlich die Entwicklung des Pflanzenreiches fortgeschritten in den ältesten Erdperioden, aus denen uns sicher erkennbare Lebewesen in fossilem Zustande erhalten geblieben sind, in den ältesten Schichten des **Palaeozoikums,** im **Praekambrium** und **Kambrium**. Schon in noch früheren Erdperioden im Archaikum müssen Pflanzen auf der Erde gelebt haben, denn die Graphitablagerungen im Gneis und Urschiefer[40] sind sicher pflanzlichen

[40] Vgl. Gothan, Entwicklung d. Pflanzenw. 15. — Über dies und das folgende Geologische in diesem Kapitel auch Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie.

Ursprungs. In den Kambrischen Schichten muß die Pflanzenwelt schon wenigstens im Wasser eine große Rolle gespielt haben, denn da ja, wie wir gesehen haben, jedes tierische Leben zunächst pflanzliches voraussetzt, so beweist das Vorkommen der schon hoch entwickelten krebsartigen Trilobiten zu jener Zeit schon eine lange Entwicklungszeit. Sicher unterzubringende pflanzliche Reste sind aber leider bisher nicht beobachtet worden, man hat vielfach mehr oder weniger dichotom verästelte Abdrücke als Tange (Fig. 1, 4) angesprochen, aber kein Abdruck ist sicher (vgl. Gothan a. a. O.) Da ich bei pflanzengeographischen Exkursionen und Demonstrationen die Erfahrung machte, daß die Studierenden eifrig nach Fossilien suchten und öfter „versteinerte Algen" brachten, habe ich es für zweckmäßig gehalten, aus den von Gothan so gut zusammengestellten Pseudofossilien die auffallendsten wiederzugeben (Fig. 1—6).

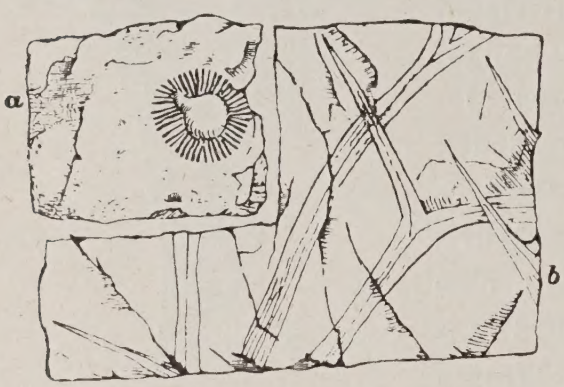


Fig. 11. *a* Kalkalge aus dem Silur. *b Haliserites* aus dem Devon. (Nach Gothan.)

Bis zur nächstjüngeren Erdperiode, dem **Silur,** ist dann die Pflanzenwelt weiter fortgeschritten. Auch hier überwiegen stark die Meeresablagerungen; in ihnen finden sich jetzt Kalkalgen, die zu der mannigfaltig ausgestalteten, aber trotzdem wohl keine Querwände im Algenfaden besitzenden (also eigentlich „einzelligen") Klasse der Grünalgen, den Schlauchalgen (*Siphonales*) gehören, und echte Tange (*Phaeophyceen*) aus der Familie der *Fucaceen,* wie wir sie ähnlich heute noch massenhaft an den Meeresküsten finden (vgl. oben; Fig. 11).

Die Verlängerung der anfangs büschelig-gabelästigen Formen (Fig. 8, 9) geschieht nun meist dadurch, daß von den zwei Zweigen eines Gabelastes der eine kräftiger wird als der andere; der schwächere verzweigt sich entweder gar nicht oder doch wesentlich weniger, er wird von dem kräftigen bald übergipfelt. Der schwächere wird dabei meist zur Seite gedrückt und wirkt so als seitliches Anhangsorgan. Mechanisch wird naturgemäß (schon durch die stärkere Inanspruchnahme) stets die sich stärker entwickelnde (fast stets ist es abwechselnd die rechte und die linke) Hälfte die kräftigere und derbere sein; da sich diese kräftigen und daher auch dickeren Teile des Ganzen möglichst gerade strecken werden, stellen ihre hintereinander gereihten Teile eine mittlere Achse des Verzweigungssystems, einen Stengel dar. Die zur Seite gedrückten kürzeren und schwächeren, da-

her auch dünneren Teile werden, zumal da sie meist nur eine beschränkte Lebensdauer besitzen, physiologisch zu echten Anhangsorganen, zu Blättern (Fig. 12). Nach Potonié[41] wäre die Blattbildung aller höheren Pflanzen auf die bis zu den Farnverwandten hin häufige Dichotomie der vegetativen Organe zurückzuführen, so daß also die geförderten Teile sich in die echten Stengel verwandelt hätten, die nach dem Verschwinden der Scheitelzelle aus der dann vielzelligen Scheitelreligion die ursprünglich zunächst gleichwertigen Anhangsorgane dann als schwächere echte Blätter seitlich ausgegliedert hätten. Kurzlebige Anhangsorgane (Blätter) können aber noch auf andere Weise zustande kommen, so z. B. durch Lappung der seitlichen flachen Flügel des bandförmigen Pflanzenkörpers, die den Zweck verfolgt, die assimilierenden flachen Teile besser dem Lichte aussetzen zu können, als wenn sie an dem bandförmigen Organe an eine bestimmte meist aufrechte Richtung gebunden wären.

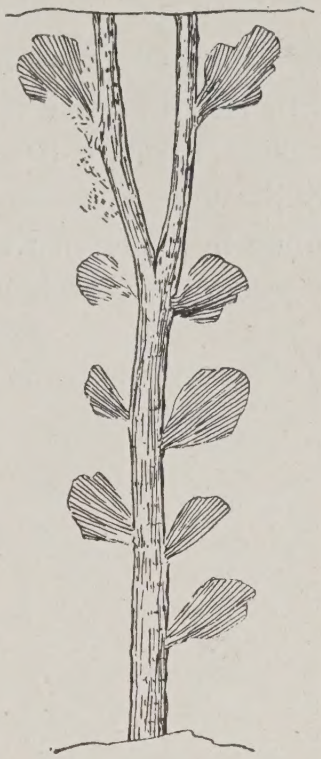


Fig. 12. *Sphenopteridium furcillatum* aus dem Silur des rheinischen Schiefergebirges. (Nach Gothan.)

2. Periode. Die Zeit der ersten bekannten Landpflanzen (oder die Psilophytenzeit)

Nach H. Th. Geyler[42] finden sich schon im Obersilur von Nordamerika und Kanada Spuren von Landpflanzen. „Manche zeigen einen schwankenden, zwischen verschiedenen Typen in der Mitte stehenden Charakter. So das schon im Devon aussterbende *Psilophyton*[43] *princeps*." Nach Gothan (a. a. O. [1926] S. 211) treten im Unterdevon in Deutschland und an anderen Stellen bandförmige, verzweigte Gewächse auf mit Stengeln, die oft eine „Mittelader" zeigen und die von den älteren Forschern als „Meerfaden" (*Haliserites* Fig. 11) bezeichnet wurden. „Es sind Verwandte der im Unter- und Mitteldevon vorherrschenden Psilophyten[44] oder Nacktgewächse. Diese Pflanzen, die nach Wettstein (s. unten) in zwei Familien zerfallen, waren von außerordentlich einfacher Organisation; sie bestanden zum großen Teil aus verzweigten runden Stengeln, in deren Mitte sich ein einfacher Leitstrang befand. Die einfachen Wurzeln ähnelten den ‚Würzelchen' (Rhi-

[41] Metamorphose der Pflanzen. Berlin 1898.

[42] Geyler, H. Th., Palaeontologie des Pflanzenreichs in Frank-Leunis Synopsis. 3. Aufl. I. S. 709, Fig. 648 (1889).

[43] Von ψιλός, kahl, nackt und φυτόν, Pflanze.

[44] Vgl. auch Gothan, Pflanzenleben der Vorzeit, S. 29—32.

zoiden) der heutigen Moose. Blätter waren bei einem großen Teil der Formen unbekannt (deshalb Nacktgewächse); einige trugen auf der Oberfläche haar- und dornenartige Anhängsel, die aber keine Blätter waren, wie man aus der Struktur der neuerdings gefundenen Exemplare dieser Pflanzen in einer Hornsteinschicht des schottischen ‚alten roten Sandsteins' erkannt hat. Das Höchste, was bei diesen Pflanzen an Beblätterung vorkam, waren moosähnliche, also sehr einfache Blätter ohne besonderen Leitstrang. Diese Psilophyten (Fig. 13 und 14) trugen Sporangien verschiedener Struktur am Ende der dünneren Abzweigungen, also nicht wie die Farnpflanzen an den Blättern oder an Stelle von Blättern. — Es waren meist niedrige, krautige Gewächse, die wenigstens teilweise an Überschwemmungsstellen wuchsen und ein halb amphibisches Leben geführt haben mögen. Trotz ihrer einfachen Organisation stehen sie durch den Besitz eines besonders ausgebildeten Leitstranges im Stengel höher als die Moose, und man faßt sie jetzt als eine besondere Klasse[45] sehr einfacher Gefäßkryptogamen oder Farnpflanzen im weitesten Sinne auf *(Psilophytales*[46]*)*. Mit ihrer Blattlosigkeit, ihrem überaus einfachen Körperbau und ihrer winzigen Wachstumsform sind sie in gewissem Grade Modelle für eine Gruppe von Pflanzen, die man sich als von den Algen abstammend vorstellen

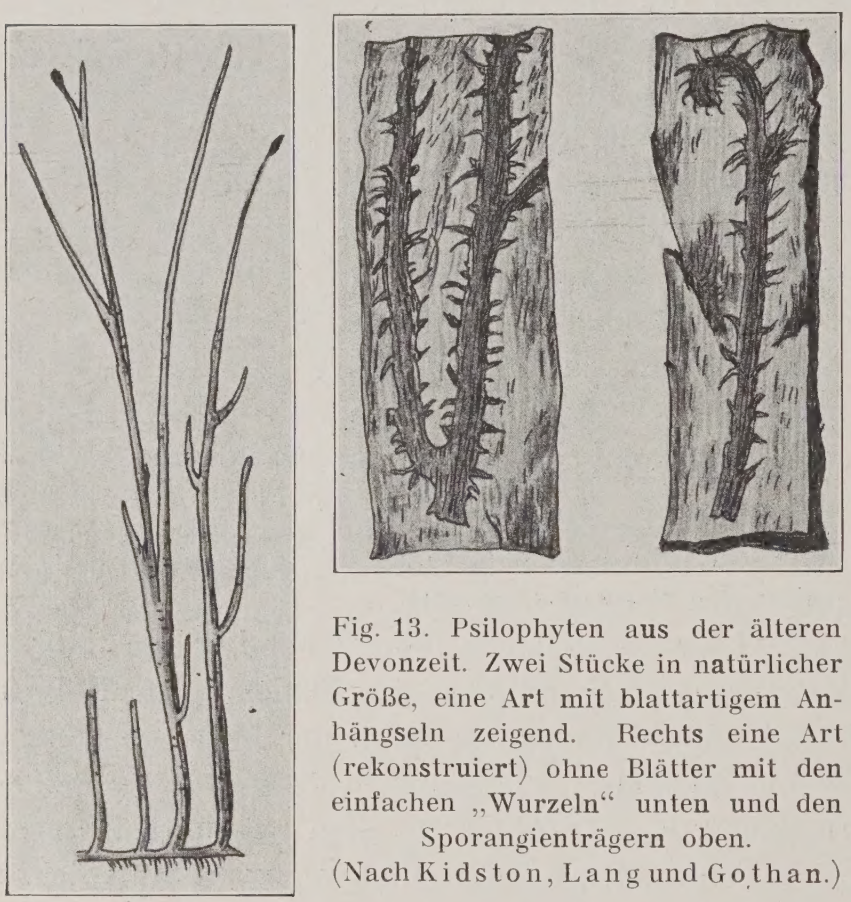


Fig. 13. Psilophyten aus der älteren Devonzeit. Zwei Stücke in natürlicher Größe, eine Art mit blattartigem Anhängseln zeigend. Rechts eine Art (rekonstruiert) ohne Blätter mit den einfachen „Wurzeln" unten und den Sporangienträgern oben. (Nach Kidston, Lang und Gothan.)

[45] Vgl. Wettstein a. a. O., Engler in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. 2. Aufl. I. — Die beiden von Wettstein unterschiedenen Familien sind *Psilophytaceae* und *Rhyniaceae* (vgl. Heintze unten S. 29 ff.).

[46] Heintze, Aug., Cormofyternas Fylogenie (Phylogenie der Cormophyten). Lund. 1827.

mag." „Die Psilophyten stellen in gewissem Grade eine Landpflanzenwelt dar, die noch den Stempel ihrer Wasserahnen äußerlich an sich trägt. Es ist bezeichnend, daß die anderen Gewächse, die neben ihnen die ältere Devonflora zusammensetzten, fast sämtlich klein und krautig waren. Erst vom Oberdevon ab tritt großblättriges Pflanzenlaub regelmäßig bei den Landpflanzen auf, das eine weitere Arbeitsteilung bedingt" (Gothan a. a. O. S. 214, 215).

Bei der Wichtigkeit der Psilophyten[47] als den echten Landpflanzen, ist es erklärlich, daß viele neueren Forscher sich um die richtige systematische Einordnung dieser Gruppe bemüht haben. Im allgemeinen läßt sich über ihre Stellung wenig mehr sagen, als was oben von Gothan zitiert wurde. In allerneuester Zeit ist nun eine Arbeit von Aug. Heintze (Stockholm) über die Phylogenie der Cormophyten (s. S. 28) erschienen, die an Schärfe des Urteils über frühere Forscher nichts zu wünschen übrigläßt, und für sich die Anerkennung seiner eigenen Ideen in Anspruch nimmt, ohne auch nur die Spur eines Beweises dafür zu erbringen, daß die von ihm als grundlegend angenommenen Dinge auch wirklich solche Wichtigkeit verdienen. Engler[48] berichtet z. B. über seine Stellung zu den phylogenetischen Bestrebungen und seinem skeptischen Standpunkt gegenüber vielen Versuchen, Familien voneinander, von lebenden oder ausgestorbenen, ableiten zu wollen. „Was man aber mit größerer Sicherheit feststellen kann, das ist die Zugehörigkeit zu einer Familiengruppe oder Unterreihe und vor allem die morphologische Stufe." Hierzu bemerkt Heintze (a. a. O. S. 4): „Diese Ansicht Englers bedeutet nur, daß die angiospermen

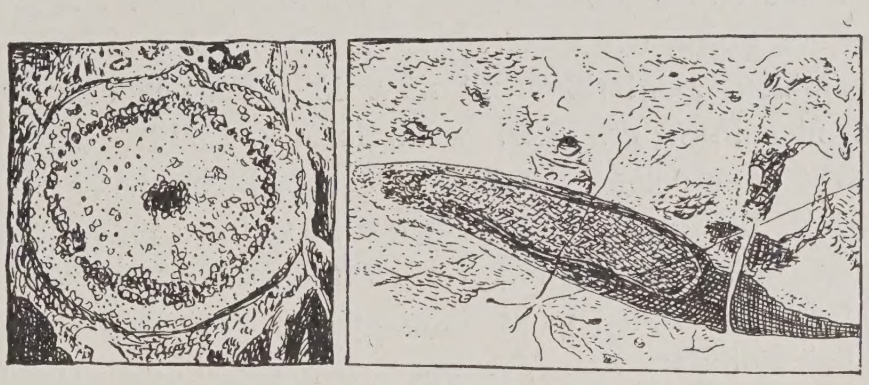


Fig. 14. Links: Querschnitt durch den Stengel eines Psilophyten aus dem Schottischen Devon. Rechts: Längsschliff durch ein Sporangium derselben Pflanze. Vergr. (Nach Kidston u. Lang.)

[47] Dawson, J. W., On fossil plants from the Devon-rocks of Canada. Quart Journ. Geol. Soc. XV (1859). — The fossil plants of the Devon- and Silur-form. of Canada Geol. Surv. Canada (1871). — Kidston, R. u. Lang, F. H., On old red sandstone plants. Part. I. Transact. Roy. Soc. Edinburg LI, LII (1917—21). — Arber, E. A. N., Devonian floras 1921. Vgl. auch Wettstein, R. von, Handbuch der System. Botanik. 3. Aufl. I. (1923). S. 326, Abb. 215, 216.

[48] Engler, A., Syllabus. 10. Aufl. S. XXXII.

Familien im allgemeinen natürlich sind, daß seine Reihen dagegen in der Regel nicht wie die meisten Familien monophyletisch oder richtig begrenzt sind. Und gleicherweise verhalten sich, wie wir später sehen werden, die Systeme von Wettstein, Hallier, Bessey und Hutchinson". Weiter bemerkt er: „Die sero-diagnostischen Untersuchungen haben meines Erachtens kaum zur Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Cormophyten beigetragen. Im großen und ganzen ‚bekräftigen' sie nur die Irrtümer Englers und anderer Verfasser." — Über die Sero-Diagnostik[49] namentlich über den Grad der Verwandtschaft, bis zu welchem sich etwa verwandtschaftliche Beziehungen nachweisen lassen, sind die Anschauungen der Forscher noch sehr geteilt; ein endgültiges Urteil läßt sich über diesen so neuzeitlichen Zweig der Forschung nicht abgeben, am wenigsten in der Form, wie es A. Heintze (a. a. O.) tut, der zahllose Gattungen, Familien, „Unterklassen" usw. in einer uns sehr willkürlich erscheinenden Form gruppiert, wenngleich er (S. 10) sagt, daß er in der Übersicht „nur solche Familien mitgenommen" hat, die er, wie er glaubt (sic!), richtig plazieren kann. Wie viele „Irrtümer" dort in der Trennung und Vereinigung der Familien und Unterklassen stecken, kann hier im einzelnen nicht untersucht werden, keinesfalls kann die Arbeit aber mit den vom Verfasser absprechend verurteilten von Engler, Wettstein u. a. in eine Reihe, geschweige denn darüber gestellt werden. — Nachdem Heintze sein „hypothetisches aus Fucaceen herstammendes und chlorophyllfreies" *Protocormophyton* bis in Einzelheiten beschrieben hat, sagt er (a. a. O. S. 17): „Aus diesem *Protocormophyton* entstanden die Archipsilophyten dadurch, daß der kleine im Conceptaculum (= Archegonium) noch eingeschlossene Thallus zu einem Prothalloid emporwuchs und sein einziges Archegonium in ein Sporangium umwandelte. Die Spore und die Eizelle der Cormophyten sind folglich" (sic!) „homologe Gebilde und beide sind haploid."

„Von den *Archipsilophytaceae* sind sowohl *Bryophyta* → *Charophyta* als die übrigen Cormophyten abzuleiten. Bei dem ersteren ist der Gametophyt, bei dem letzteren der Sporophyt hoch entwickelt. Die Characeen haben das Prothallioid, die Angiospermen aber das Prothallium beinahe ganz verloren."

1. *Archipsilophytaceae:* nur ein monosporangisches Prothallioid war bei *Anthoceros*. Seitenast: *Bryophyta* → *Charophyta*. Der Sporophyt ist bei den Characeen bis auf eine Sporentetrade reduziert, deren ein-

[49] Vgl. besonders Mez, C., Botanisches Archiv, dort auch eine Reihe von Aufsätzen anderer Schriftsteller über das Thema. — Gilg, E. und Schürhoff, P. N., Die Serodiagnostik in der botanischen Verwandtschaftsforschung. Engl. Bot. Jahrb. IX (1927).

zige Bedeutung die Reduktionsteilung ist, und von den 4 Sporenkernen degenerieren 3. *Characeae* stammen von *Ricciaceae* und sind wie diese zoo-chor."

2. „*Archirhynia*-Typus" (vgl. oben S. 28 *Rhyniaceae*): wenige Prothallioide, von denen jedes zwei Sporangien auf einem oben geteilten Stiel trägt. Wir haben demnach hier ein Pansporangiophor und zwei monosporangische Isophore."

3. *Archophioglossaceae:* das eine monosporangische Isophor von *Archirhynia* ist hier steril und blattartig: das Amphiblatt ist also mit dem Isophor homolog und gepaart; wenige Prothallioide;[50] die Sporangien wahrscheinlich wie bei *Lycopodium* und *Ophioglossum* mit einem Querrisse aufspringend; Spermatozoiden wie bei *Fucaceae, Psilophyta, Bryophyta, Charophyta* und den primitiveren *Lycopodiophyta* biciliat. Seitenast: *Lycopodiophyta* mit vielen Prothallioiden und monosporangischem Iso- oder Heterospor; die Ligula von *Selaginella* → *Isoetes* hat wahrscheinlich dieselbe Bedeutung wie die squamulae intravaginales der *Helobiae.* Auch *Selaginella* war also ursprünglich eine Wasserpflanze" (sic!).

„Mit den Archophiolossaceen fangen die höheren diplophyllen Cormophyten an."

3. Periode. Die Zeit der Pteridophyten oder farnartigen Gewächse

Ehe wir zur Besprechung der eigentlichen Farne oder Farnverwandten kommen, muß kurz der Moose gedacht werden, da sie, wie schon Gothan[51] betont, entwicklungsgeschichtlich entschieden höher stehen als die Algen, aber tiefer als die Farne. „Man sollte deshalb erwarten, daß sie auch geologisch früher auftraten als die Farne, die wir schon aus dem Devon, ja möglicherweise aus silurischen Schichten kennen (die Deutung dieser Schichten als Silur ist indessen unsicher, vielleicht sind sie viel jünger[52]). Dem ist jedoch nicht so. Da sie als Bodenflora heute eine so große Rolle spielen, so mußten von ihnen mindestens aus der Steinkohlenperiode, wenn sie dort auch nur in irgendeiner nennenswerten Menge vorhanden gewesen wären, bei der Fülle der bekannt gewordenen Pflanzenreste zweifellos Spuren in beträchtlicher Menge erhalten geblieben sein. Das ist jedoch nicht der Fall. Die überaus spärlichen Funde aus diesen Schichten sind so unsicher, daß wir uns wohl oder übel mit der Tatsache abfinden müssen, daß es damals noch keine Moose gab;

[50] Heintze a. a. O. S. 18.

[51] Gothan, W., Aus der Vorgeschichte der Pflanzenwelt S. 44.

[52] Gothan a. a. O. S. 57.

diese sind vielmehr weit jüngeren Datums als jene Perioden. In nennenswerter Zahl treten sie erst im Tertiär zur Braunkohlenzeit auf, und nach allem, was wir wissen, scheinen ihre Anfänge in der dieser Periode vorhergehenden Kreidezeit zu suchen sein." — „Von der tiefer stehenden Moosgruppe, den Lebermoosen (*Hepaticae*) scheinen aber schon Vorläufer im Keuper, dem obersten Teil der Triasformation, aufzutreten, doch ist auch das noch nicht ganz sicher. Die zahlreichsten und besten Moosreste kennen wir aus dem Bernstein, ... meist noch lebenden Gattungen angehörig."

Die Wassergewächse, denn um solche handelte es sich bis zur Entwicklung der Psilophyten, waren also so in den ältesten sicher bestimmte Fossilien führenden Schichten schon zu einer sehr vollkommenen Ausgestaltung ihres Körpers gelangt. Beim Übergang vom Wasser auf das Land muß die Vegetation eine ähnlich vielgliedrige Entwicklung durchgemacht haben wie im Wasser; die physiologischen Anpassungen gestalteten sich aber naturgemäß viel schwieriger. Der Mittelachse der Organe (resp. dem Stengel) fiel nicht mehr allein die Aufgabe zu, durch mechanische Festigkeit die Pflanze zusammenzuhalten, sondern mußte bei irgendwie größeren Gebilden eine Wasserzuleitung besorgen, da ja die Luftorgane durch Verdunstung Wasserverlust erleiden, der sofort irgend woher ergänzt werden muß. Pflanzen, die in den mechanisch festen Teilen Leistungsbahnen nicht oder unvollkommen besitzen, konnten daher keine große Höhe erreichen und waren in ihren größeren Formen an feuchte Orte gebunden, ein Beispiel dafür sind die Psilophyten und die zu großer Formenmannigfaltigkeit gelangten Leber- und Laubmoose, von denen man jetzt fast 70 Familien mit zahllosen Arten unterscheidet; alle irgendwie zu nennenswerter Größe gelangten wachsen an feuchten

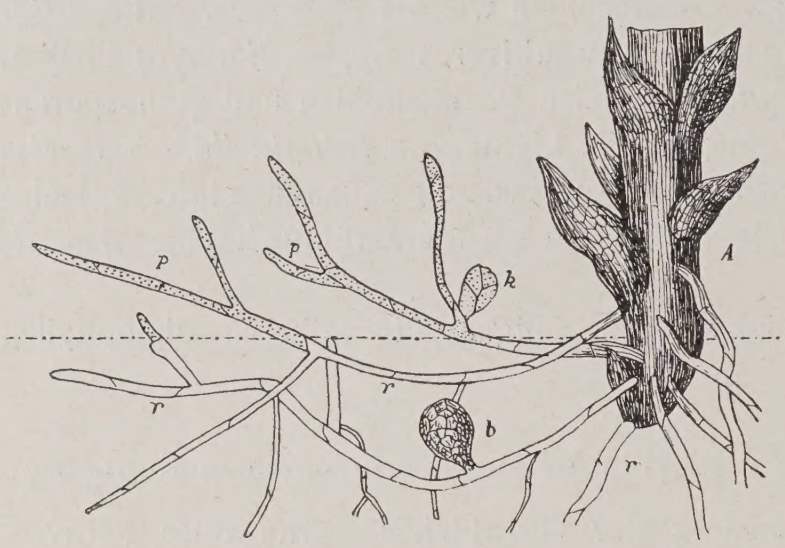


Fig. 15. Unterer Teil eines Moosstengels mit Rhizoiden (*r*), die bei *b* eine Brutknolle tragen. Die punktierte Linie bezeichnet die Erdoberfläche; die oberhalb dieser liegenden Teile der Rhizoiden sind zu grünen Vorkeimen (*p*) umgebildet. *k* ist eine auf diesem gebildete junge Moospflanze (eine Moosknospe). (Nach Warming.)

Orten. An ihnen kann man ausgezeichnet die Entwicklung des Leitungsgewebes Schritt für Schritt verfolgen; während bei vielen kaum ein solches zu finden ist, haben manche einen deutlichen Wasser-, selten auch schon Eiweißstoffe (also assimilierte, organische Substanz), leitenden Zentralstrang. — Je höher ein Landstengel sich erheben will, desto mehr muß er naturgemäß, um das Gewicht der Anhangsorgane zu tragen und die Luftbewegungen auszuhalten, biegungs-, säulenfest sein, nicht nur zugfest wie der Wasserstengel; auch das wird bald erzielt durch die Anordnung der mechanischen Elemente möglichst in Ringform in der Nähe der Stengeloberfläche, während die Zugfestigkeit ihre Zusammendrängung im Innern zweckmäßig erscheinen läßt (Schwendener).

Der Übergang von den niedrig bleibenden Moosen, Psilophyten usw., zu hochwüchsigen landbewohnenden Pflanzen, wie sie mit großen Laubblättern (wie oben S. 29 erwähnt) erst vom Oberdevon an auftreten und wie sie zuerst die Farne und Farnverwandten darstellen, bedingt aber noch eine einschneidende Änderung auf einem andern Gebiete, nämlich auf dem der **geschlechtlichen Fortpflanzung** Die Anfänge derselben liegen im Pflanzenreiche weit zurück, schon bei sehr einfach gebauten Formen finden wir sie. Die primitivste Form derselben ist sicher die, wo zwei äußerlich völlig gleichartige Zellen miteinander verschmelzen (vgl. *Bacillariaceae* [Diatomeen], einige *Conjugatae*, manche Pilze usw.). Zum Teil schon bei denselben Gruppen (z. B. *Conjugatae*) sehen wir eine deutliche Differenzierung der Geschlechtszellen; während die eine ruhend bleibt, wächst die andere auf sie zu und ergießt ihren Inhalt in die ruhende. Schon hier kann man die ruhende (weibliche) von der beweglichen (männlichen) unterscheiden. Die verschiedenen Formen der Befruchtung sind bei dem Wasserleben der niederen Pflanzen außerordentlich mannigfaltig, so daß sie bei der systematischen Anordnung[53] nur eine bedingte Rolle spielen. Bald findet die Befruchtung innerhalb der geschlossenen Zellhäute statt, bald treten die Befruchtungszellen beide oder eine von ihnen frei ins Wasser hinaus. Besondere Wichtigkeit hat dabei die Form der Übertragung gewonnen, bei der wenigstens eine der beiden Zellen schwimmt; diese muß, um zur ruhenden Zelle zu gelangen, eine der tierischen ähnliche Eigenbewegung (daher „Spermatozoiden“[54]) haben. Die eben erwähnten gleichartigen Geschlechtszellen waren beide verhältnismäßig groß, jede führte reich-

[53] Vgl. Engler, Syllabus. 6. Aufl. VI ff. u. 5 ff.

[54] Von σπέρμα, Same, ζῶον, Tier und εἶδος, Gestalt, Aussehen, also den Samentierchen ähnlich.

lich plastisches Material (Reservesubstanz) mit sich, um dem jungen aus der Vereinigung hervorgehenden Individuum bis zur Selbständigkeit Nahrung mitzugeben; je mehr die Differenzierung fortschreitet, desto verschiedener werden sie. Bei einer ruhenden und einer schwimmenden sich frei bewegenden Zelle wäre es ein unnützes Hindernis, eine Vergrößerung des Wasserwiderstandes und des Kraftverbrauches, auch die bewegliche Zelle mit viel Reservesubstanz zu beladen; so verkleinert sie sich dann so, daß sie außer der bei der Befruchtung allein wirksamen Kernsubstanz nur so viel plastisches Material mitnimmt, als ihr eigener Kraftaufwand erfordert; all das plastische Material (die Reservesubstanz) für die junge entstehende Pflanze liefert die große ruhende Zelle, die Eizelle. Diese kleinen beweglichen, in einer Flüssigkeit der Eizelle zuschwimmenden männlichen Zellen (Spermatozoiden), sind dann für einen großen Teil des Pflanzenreichs (aufwärts bis zu einigen Nacktsamern) und für fast das gesamte Tierreich bis zum Menschen typisch geworden. Die Art der Übertragung, die Anordnung der Geschlechtszellen usw. ist nun außerordentlich wechselnd (mannigfachste Anpassungen an bestimmte Verhältnisse finden sich[55]); hier kann nur auf einige Beispiele hingewiesen werden, die für die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches von Wichtigkeit erscheinen.

Überall in der Welt der Lebewesen findet sich die Tendenz, die Fortpflanzung, die Erhaltung der Art, zu sichern und daher auch die vielfachen Einrichtungen zur Sicherung der Befruchtung resp. zur möglichsten Ausnutzung günstiger Momente. Wo die Befruchtung einigermaßen schwierig ist, finden wir beispielsweise mehrmals, daß die aus der Verschmelzung hervorgehende Zelle nicht sich in einen Dauerzustand (Spore) verwandelt oder gleich in eine neue Pflanze auswächst, sondern, daß sie sich zunächst teilt, d. h., daß aus einer Zelle mehrere bis viele werden, deren jede sich in eine Spore verwandelt resp. zu einer neuen Pflanze auswächst; eine Befruchtung wird auf diese Weise zur Erzeugung zahlreicher neuer Individuen ausgenutzt. Genau genommen stellt der Prozeß der Teilung der geschlechtlich entstandenen Zelle die Tätigkeit einer Zwischengeneration dar. Mit jeder vollzogenen Befruchtung beginnt ein neues Wesen (Individuum), die Lebensäußerungen dieses zweifellos selbständigen Wesens bestehen nur in seiner Zerlegung in mehrere gleichfalls zweifellos selbständige Individuen. Auch ein anderes Beispiel zeigt wie solche Zwischengeneration (ein Generationswechsel)

[55] Vgl. darüber Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, Engler, Syllabus usw.

entstehen kann: Bei der schon oben genannten grünen Algenfamilie der *Oedogoniaceae* beobachtet man, daß kleine männliche Schwärmer nicht direkt die Befruchtung der weiblichen Eizelle vollziehen, sondern daß sie sich festsetzen, entweder sich direkt zu einem Antheridium (also dem Spermatozoiden erzeugenden Organe) umbilden oder daß sie zu einem kleinen männlichen Pflänzchen (Zwergmännchen) werden. Hierdurch wird namentlich bei den dioezischen, also getrenntgeschlechtlichen, Arten der Gruppe die Befruchtung besser gesichert, resp. durch einen einzigen in die Nähe der weiblichen Pflanze gelangten männlichen Schwärmer können eine ganze Reihe von Eizellen befruchtet werden. Man sieht aus diesen Beispielen, wie zweckmäßige Einrichtungen sich unabhängig voneinander wiederholen und wie die gleich zu besprechenden Veränderungen bei den höheren Pflanzen bei den niederen zahllose Analoga finden.

Schon bei den Moosen sehen wir etwas ähnliches wieder auftreten. Aus dem Dauerzustande der Spore erwächst ein meist fadenalgenartiges Gebilde, der sogenannte Vorkeim (Prothallium; Fig. 15), auf ihm entstehen einfach durch Sprossung (also rein vegetativ) die beblätterten Moospflanzen (ein kräftiger Vorkeim kann also deren mehrere erzeugen). Nachdem sich die Pflanzen gekräftigt und ihre normale Größe erreicht haben, entstehen an der Spitze oder in den Achseln der Blätter die männlichen und weiblichen Organe. Diese müssen naturgemäß stärker gegen Austrocknung usw. geschützt sein als bei Wasserbewohnern; die Eizellen sind deshalb (was übrigens auch bei verschiedenen Algengruppen vorkommt) von mehreren Zellschichten umgeben, in ein flaschenförmiges Gebilde, das Archegonium, eingeschlossen, das Spermatozoid tritt durch den Halskanal (vgl. die entsprechenden Einrichtungen der Farne Fig. 16). Nach der erfolgten Befruchtung bildet sich nun auch hier aus der Embryonalzelle keine Spore, sondern das junge Individuum bleibt auf der Mutterpflanze sitzen, wächst (wie ein Parasit auf einer fremden Pflanze) auf ihr fest und entzieht ihr weiteres plastisches Material; sie wächst dann zu der bekannten Mooskapsel aus, deren Inhalt in zahlreiche Sporen zerfällt. Auch hier also die Einrichtung, daß aus einer befruchteten Eizelle viele Sporen, also viele Individuen entstehen. Die geschlechtlich entstandene, auf der Mutterpflanze parasitisch lebende Generation ist also erheblich weiter differenziert, als bei der oben geschilderten Alge. — Oben S. 31 wurde schon betont, daß man geneigt sein kann, nach dem morphologischen Aufbau die Moose für primitivere Formen gegenüber den Farnen zu halten, also eben als Vorläufer der höheren Farne anzusehen. Die

späten geologischen Funde widersprechen dem aber, und so ist auch die Meinung aufgetaucht, daß die Moose einen reduzierten Sproß aus dem Entwicklungsgange der Farnverwandten (im weitesten Sinne) darstellen könnten. Eine merkwürdige Stütze erfuhr diese Idee durch das Vorkommen von Spaltöffnungen an Mooskapseln, also an der geschlechtlich entstandenen, parasitisch auf der beblätterten spaltöffnungslosen Generation lebenden Generation. Es ist kaum anzunehmen, daß diese bei allen höher entwickelten Pflanzen verkommenden Spaltöffnungen an der Kapsel primär entstanden sein können.

Der Grund, weshalb die Moose es nicht zu einer höheren Entwicklung gebracht haben, keine größeren Formen haben hervorbringen können, liegt sicher darin, daß eben die Geschlechtsorgane an der beblätterten Pflanze, also an der großen durch Assimilation Stoff produzierenden Generation sitzen; die Befruchtung kann nur bei Anwesenheit von Wassertropfen zum Transport der Spermatozoiden erfolgen, die Assimilationsorgane blieben damit an die Feuchtigkeit gebunden und konnten sich nicht in größere Höhen erheben.

Die Farne (Fig. 16) unterscheiden sich in ihrer biologischen Anpassung nun sehr wesentlich von den Moosen und allen tieferstehenden Gruppen. Aus der Spore entsteht ein Vorkeim (Prothallium), der meist ein blattartiges Gebilde darstellt, also in seiner Entwicklung etwa auf dem Stadium stehen bleibt, das der Laubgeneration (also der höchsten Entwicklungsstufe) mancher Lebermoose ähnlich ist, die keinen beblätterten Stengel besitzen, sondern nur einen blattartigen „Thallus“. Auf solchem Vorkeime sitzen, wie auf der Laubgeneration der Moose allgemein, die Geschlechtsorgane, gleichfalls Archegonien und Antheridien. Die Befruchtung erfolgt nun wie bei den Moosen an diesen niedrigen Gebilden in der Feuchtigkeit: die befruchtete Eizelle wird gleichfalls nicht zur Spore, sondern wächst auch zunächst gleichfalls parasitisch auf der Muttergeneration (d. i. dem Vorkeim) weiter; nun aber wächst sie nicht zu einer einfachen, nur der Sporenproduktion dienenden Kapsel aus, sondern erzeugt Blätter, die ihrerseits nun (meist auf der Unterseite) auch rein vegetativ (also wie die Mooskapsel) Sporen erzeugen. Morphologisch und entwicklungsgeschichtlich ist also die Generation der Mooskapsel der der großen beblätterten Farnpflanze gleichzusetzen, ebenso natürlich die die Geschlechtsorgane tragende beblätterte Moospflanze mit dem Vorkeim der Farne. Daß beim Generationswechsel sich eine kleine Generation vergrößert, zur Hauptgeneration wird, die große sich verkleinert, kommt auch anderwärts im Reiche der Lebewesen vor. Bei einer so starken Vergrößerung, wie wir sie bei der Aus-

bildung der Laubgeneration der Farne sehen, müssen sich naturgemäß eine Anzahl von Organen allmählich bilden und erst vervollkommnen: ohne echte der Wasser-, Eiweiß- usw. Leitung dienende völlig ausgestaltete Gefäßbündel und ohne aus dem Boden, als der für größere Pflanzen einzigen Nahrungsquelle, Wasser und Nährstoff heraussau-

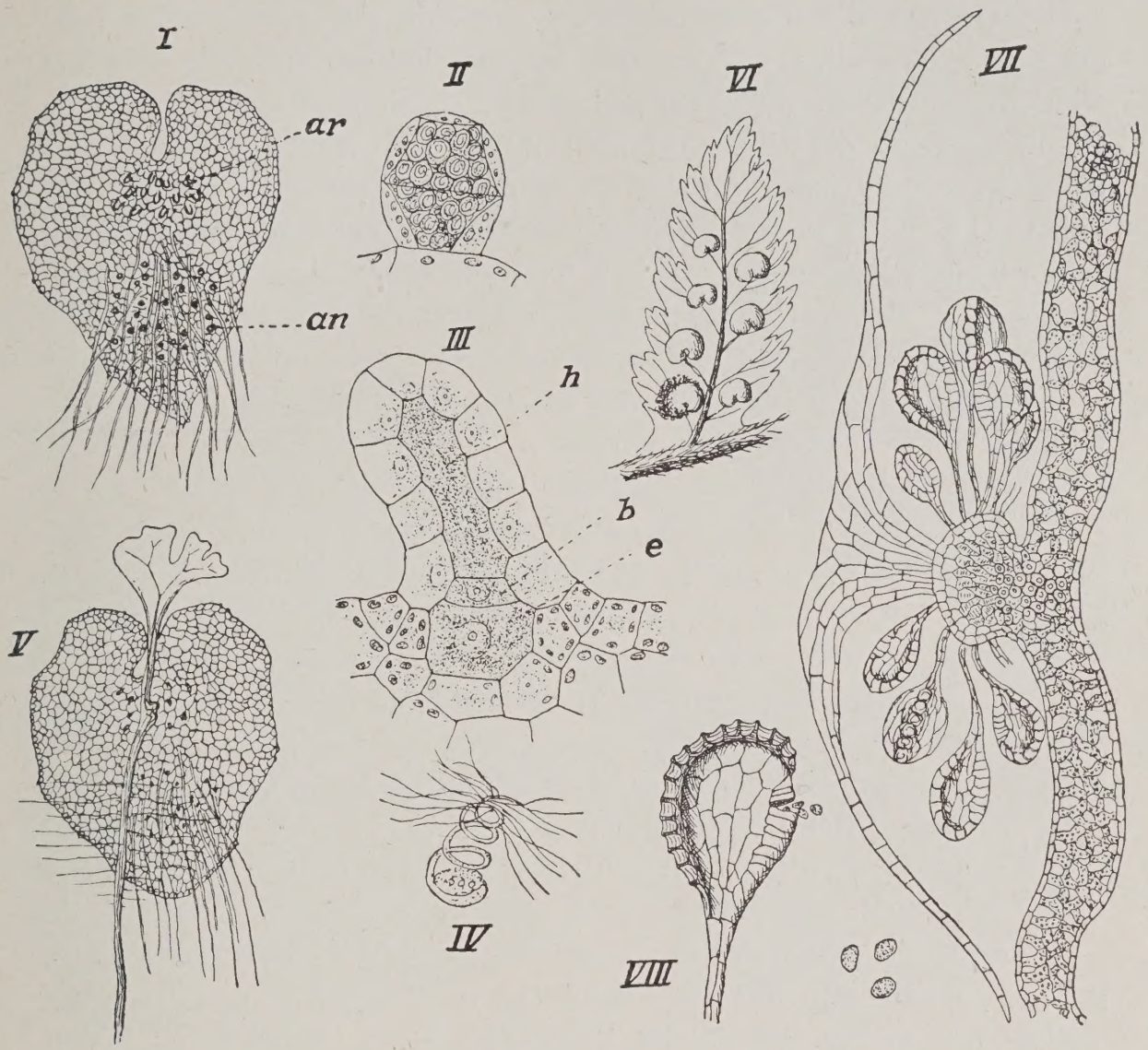


Fig. 16. Fortpflanzung des Farns *Aspidium filix mas*. *I*. Vorkeim. *II*. Antheridium. *III*. Archegonium. *IV*. Spermatozoid. *V*. Junge beblätterte Pflanze aus dem Vorkeim hervorwachsend. *VI*. Blatt mit Sporenhäufchen. *VII*. Sporenhäufchen im Querschnitt. *VIII*. Einzelner Sporenbehälter (Sporangium) mit Sporen. (Nach Migula.)

gende Gebilde, also Wurzeln, die auch der mechanischen Verankerung des Ganzen dienen müssen, ist eine größere Erhebung eines pflanzlichen Organismus über den Erdboden nicht wohl denkbar. Als bei den Farnen aber diese vegetativen Einrichtungen zur Ausbildung gekommen waren, gelangten die Farne bei weiteren Vervollkommnungen und Anpassungen an die mannigfaltigen Standortsverhältnisse allmählich zur Herrschaft auf der Erde. Dadurch, daß die beblätterte,

also die assimilierende, Stoff produzierende Generation keine an die Anwesenheit des Wassers und der Feuchtigkeit gebundene Geschlechtsorgane mehr besitzt, kann sie sich hoch in die Luft erheben, zahllose wieder die kleine geschlechtliche (moosartige) Generation erzeugende Sporen in der freien Luft produzieren.

Die Gruppe der Farne und Farnverwandten hat sich dann bald mächtig entwickelt, schon aus dem **Devon,** sind neben Algen (Fig. 14) eine große Reihe echter Farne bekannt. Auch sind Schuppenbäume (Lepidophyten), die Riesenvorfahren unserer jetzt lebenden kleinen Bärlappgewächse *(Lycopodium)* vorhanden (*Protolepidodendron* Fig. 17, vgl. Gothan[56]), auch die Gruppe der riesigen Schachtelhalme scheint schon damals ihre Bildung eingeleitet zu haben, einige Reste hat man als Protocalamariaceen, also als die Vorläufer der Calamarien der Steinkohlenperiode (vgl. unten und Abb.) angesprochen. — Diese sich der folgenden Steinkohlenflora eng anschließende oberdevonische Flora ist durch die Häufigkeit halb baumförmiger Vertreter, der in der Folge zu mächtiger Größe entwickelten Formenkreise ausgezeichnet und dann durch das Hervortreten von farnartigen Gewächsen mit ziemlich großen Blättern (vgl. oben S. 29), deren Spreite mit einer, wenn auch einfachen Aderung versehen ist; die ganze Flora zeigt ein der Steinkohlenflora ähnliches Gesicht. Bezeichnet man die ältere Devonflora als Psilophytenflora (S. 27), so können wir nach Gothan[56] die oberdevonische die Archaeopteris-Flora nennen. Die Ähnlichkeit zwischen diesen und der Steinkohlenflora beruht nicht auf der Übereinstimmung der Gattungen und Arten, sondern auf der Ähnlichkeit der Physiognomie, des allgemeinen Bildes der Flora. Die Orte, an denen oberdevonische Pflanzenreste gefunden wurden, sind nicht zahlreich, zeigen aber in der Art und Zusammensetzung der Flora eine weitgehende Übereinstimmung.

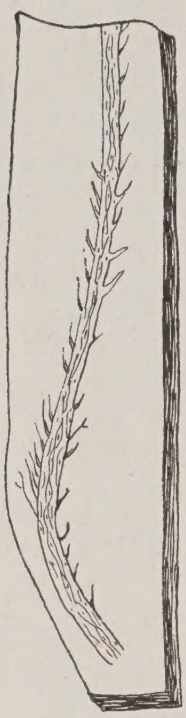


Fig. 17. *Protolepidodendron* aus dem Devon. (Nach Gothan.)

Im ganzen Palaeozoikum erreichen aber in der jetzt folgenden Periode, dem **Karbon,** der Steinkohlenperiode, die Farne und Farnverwandten ihre mächtigste Entwicklung; in der untersten Formation des Karbon, im **Kulm** (oder Unterkarbon) sind die Formen noch nicht so reich, aber bald werden sie ungeheuer zahlreich. Besonders auffällig in der Flora ist hier (wie auch in manchen späteren Forma-

[56] Gothan W., In Leben der Pflanze III. Stuttgart 1913. S. 31, 32.

tionen) die relativ gleichförmige Verteilung einer ähnlichen Pflanzenwelt über große Teile der Erdoberfläche; im hohen Norden, in Grönland bei 81° nördlicher Breite, in Spitzbergen, in den mitteleuropäischen Steinkohlengebieten, in Nordamerika und in gewissen russischen Gebieten sind sie bekannt, und wenn auch die Funde sehr verschieden reich sind, lassen sie doch ein ähnliches Gepräge erkennen. Das gleiche gilt aber auch für Fundpunkte auf der Südhalbkugel (Argentinien, Australien, Peru, Gothan a. a. O. S. 214). — Diese Gleichmäßigkeit in der Physiognomie (in den „Lebensformen") hat zu der Behauptung geführt,

Fig. 18. Echte *Neuropteris* mit Fiedernerven. (Nach Potonié und Gothan.)

daß zur Steinkohlenzeit dieselbe Flora die ganze Erde bedeckt habe, daß es also damals noch nicht zur Ausbildung von Florengebieten usw. gekommen sei. Potonié, Gothan u. a. haben das Irrtümliche dieser Annahme an der begrenzten Verbreitung der Gattungen und Arten gezeigt; das für die Geologen, Klimatologen usw. schwer Erklärbare bleibt aber die Gleichmäßigkeit der klimatischen Verhältnisse auf weite Strecken; die Gleichheit der Lebensformen läßt auf Gleichheit der Lebensbedingungen schließen (vgl. S. 4). Das tropische Klima erstreckte sich bis in die arktischen Regionen.

Von den zahlreichen Erklärungsversuchen dieser eigenartigen Wärme- und Pflanzenverbreitung erscheint vielleicht der am plausibelsten,

Fig. 19. Fächernerven von *Sphenopteridium*. (Nach Gothan.)

der die Ursache in einem sehr viel höheren Gehalt der atmosphärischen Luft an Kohlensäure erblickt: All der Kohlenstoff, der sich jetzt in Gestalt von Kohlen (Steinkohle, Braunkohle usw.) in der Erde abgelagert findet, muß, ehe er durch die Assimilation der grünen Pflanzen zum Aufbau von Kohlenhydraten Verwendung fand, in der Luft als Kohlensäure vorhanden gewesen sein. Die Kohlensäure besitzt nun die physikalische Eigentümlichkeit, die sie u. a. mit dem Fensterglase gemein hat, daß sie nämlich als durchsichtiges Gas die Lichtstrahlen der Sonne ungehindert hindurchläßt, diesen Strahlen aber, wenn sie beim Auftreffen auf feste Gegenstände in dunkle Wärmestrahlen verwandelt sind, für die Rückstrahlung sehr erhebliche Widerstände entgegensetzt. Ebenso wie mit Glas gedeckte Gewächshäuser, Veranden usw. sich in der Sonne stark erhitzen, findet auch

Fig. 20. *Alethopteris*.

in einer Atmosphäre, die reich an Kohlensäure ist, eine große Wärmeansammlung statt, da ja die Rückstrahlung der Wärme in den Himmelsraum, die im allgemeinen die starke Abkühlung bringt, gehemmt wird. — Daß eine künstliche Erhöhung des Kohlensäuregehaltes der Luft („Kohlensäuredüngung") eine erhebliche Steigerung der Assimilation, also der Stoffproduktion, bewirkt (wenn auch die übrigen Vegetationsfaktoren entsprechend günstig gestaltet sind!), sei nur nebenher erwähnt, da sie vielleicht für die Erklärung der pflanzlichen Riesenformen herangezogen werden kann.

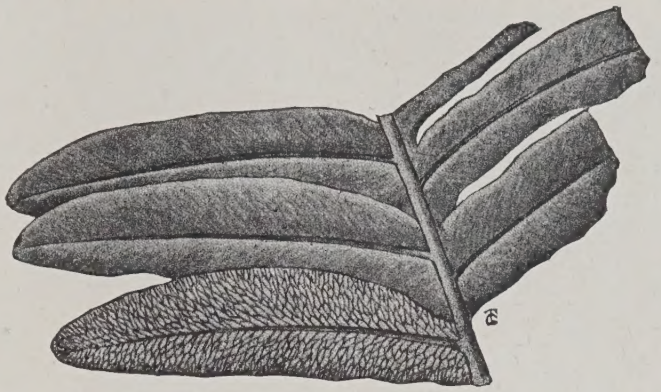


Fig. 21. Netznervatur von *Lonchopteris*. (Nach Potonié.)

Das Studium der Karbonflora zeigt am fossilen Bilde wie keine

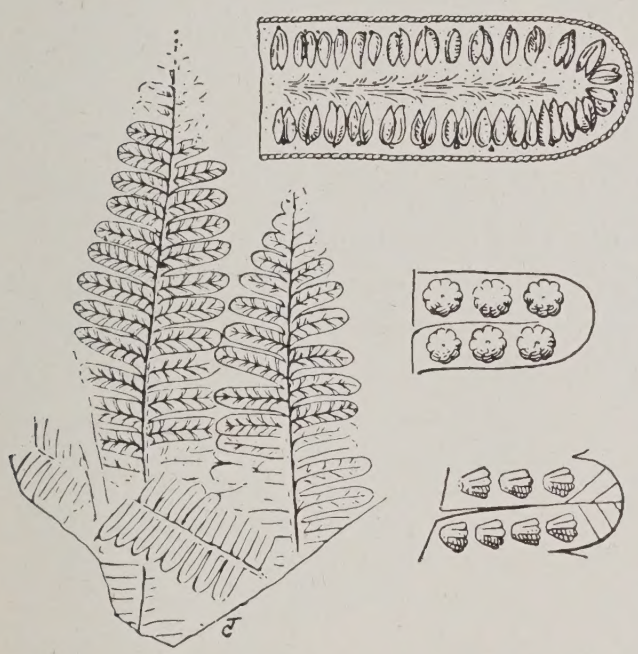


Fig. 22. Karbon. *Pecopteris* mit Sporenhäufchen. (Nach Potonié.)

Fig. 23. Karbon. Schlingfarn (*Mariopteris*). (Nach Gothan.)

andere, wie eine einzige große Gruppe des Pflanzenreiches sich allen erdenklichen Standortsverhältnissen usw. anpassen kann. Zunächst ist interessant zu beobachten, wie die Nervatur der Farne sich ändert, zweckmäßige Anpassungserscheinungen auftreten. Bei den ältesten Farnen des Devon und noch bei vielen des Karbon sind die Fiederblättchen des Farnblattes von feinen, ganz gleichartigen Nerven durch-

zogen, die von dem Mittelstreifen des Blattes (Fig. 19) sich fächerförmig über die Fläche der Fieder ausbreiten; bald aber zeigen sie sich in der Mitte des Blättchens mehr oder weniger zusammengefaßt, so daß deutliche Hauptnerven mit fiederförmig daran abgehenden Seitennerven entstehen (Fig. 20 ff.). Abgesehen von der dadurch gegebenen größeren mechanischen Fe-

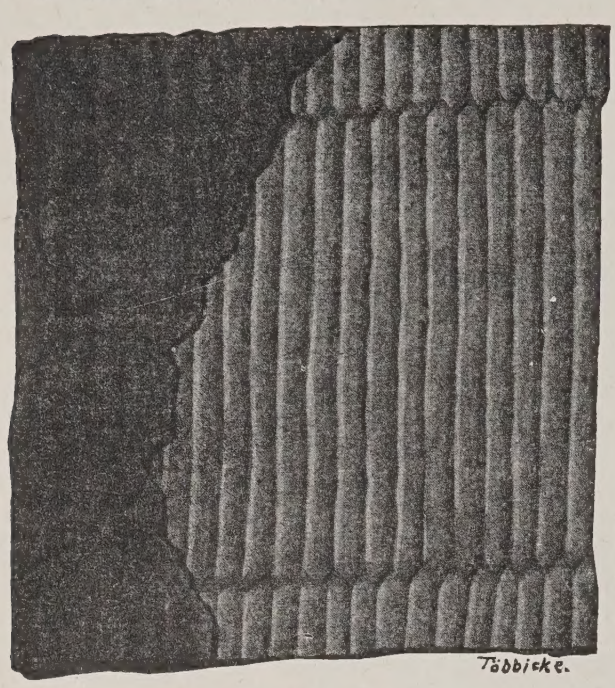


Fig. 24. Steinkern eines Kalamitenstammes.

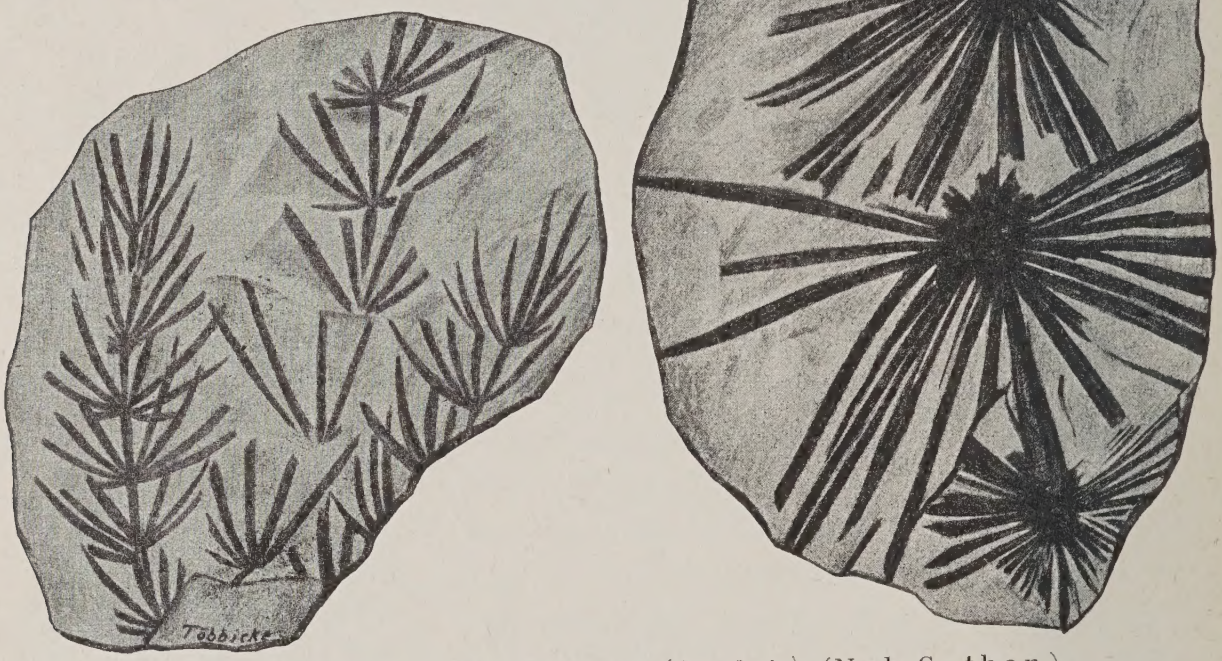


Fig. 25. Beblätterung der Kalamiten *(Annularia)*. (Nach Gothan.)

stigkeit der Blätter, macht Gothan mit Recht darauf aufmerksam, daß bei der Wasser- und Nahrstoffleitung anfangs nur lauter kleine „Leitungsrohre“ vorhanden waren, während nachher das Prinzip der Haupt- und Nebenrohre eintritt. Aus dieser Fiederaderung mit Hauptnerven und davon abgehenden parallelen Seitennerven entwickelt sich dann durch seitliche Verbindung der Seitennerven

miteinander die Netznervatur (Fig. 21, 26), die zuerst im produktiven Karbon beobachtet ist; sie ist natürlich sowohl bezüglich der mechanischen Festigkeit (Erschwerung des Einreißens) als auch wegen des Wasserausgleichs von einem Teile des Blattes zum andern noch zweckmäßiger als die Fiederaderung.

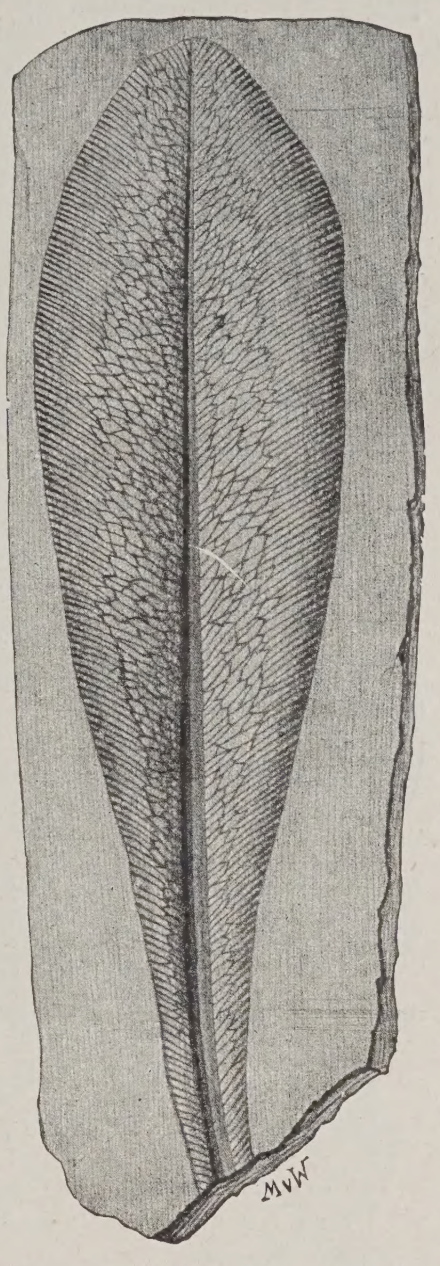


Fig. 26. Netznerviger hirschzungenähnlicher Farn (*Glossopteris*) der südlichen Halbkugel. (Nach Göppert.)

Über die Mannigfaltigkeit der Vegetationsformationen und des damit verbundenen Formenreichtums geben die oben genannten Arbeiten Potoniés und Gothans ein anschauliches Bild. Mächtige Farnstämme erhoben sich und bildeten Wälder, die sicher an Höhe und Dichtigkeit den jetzigen Tropenwäldern nicht nachstanden. Daß das Klima des Karbon, wie schon oben erwähnt, tropisch war, zeigen neben der Massenvegetation viele Einrichtungen der Pflanzen. Von den Farnbäumen waren viele, wie jetzt noch viele Baumfarne der Tropen an ihren Stämmen mit einem dichten Wurzelpelz umgeben, andere besaßen schon, wie jetzt unsere Laub- und Nadelbäume, ein Dickenwachstum des Stammes, eine Eigenschaft, die den heute lebenden Farnverwandten fast wieder verloren gegangen ist. — Im Schatten der Bäume bildeten andere Arten ein strauchartiges Unterholz und eine krautartige schattenliebende Bodenflora. Wie es jetzt die Vertreter zahlreicher Familien tun, benutzten auch damals Farne die mechanische Festigkeit der Stämme ihrer Genossen, um an ihnen in die Höhe kletternd, unter Ersparung plastischen Materials, mit dünnen Zweigen ans Licht zu gelangen, es bildeten sich Lianen (Fig. 23, 27). — Im feuchten Boden der Niederungen krochen mit ihren kräftigen Grundachsen die unseren Bärlappgewächsen verwandten Schuppenbäume (Lepidophyten s. oben). Die Grundachsen, die mit hinfälligen Anhängseln (wohl den im feuchten Boden weichen Wurzeln) im Liegenden der Steinkohlenflöze (also der damaligen

Torfmoore) gefunden werden, sind als Stigmarien lange bekannt, ihre Stämme erhoben sich gleichfalls sehr hoch, die meist schmalen Blätter hinterließen an den Zweigen bei einer Reihe derselben (*Lepidodendron* Fig. 28) schuppenförmige Blattspuren, die bei diesen merkwürdigen Bäumen, nicht wie bei unseren Holzgewächsen jetzt, durch eine Borkenbildung abgeworfen wurden, sondern mit dem Zweige und Stamm in die Dicke wuchsen, daher die Vergrößerung der Schuppen an dicken Stämmen.

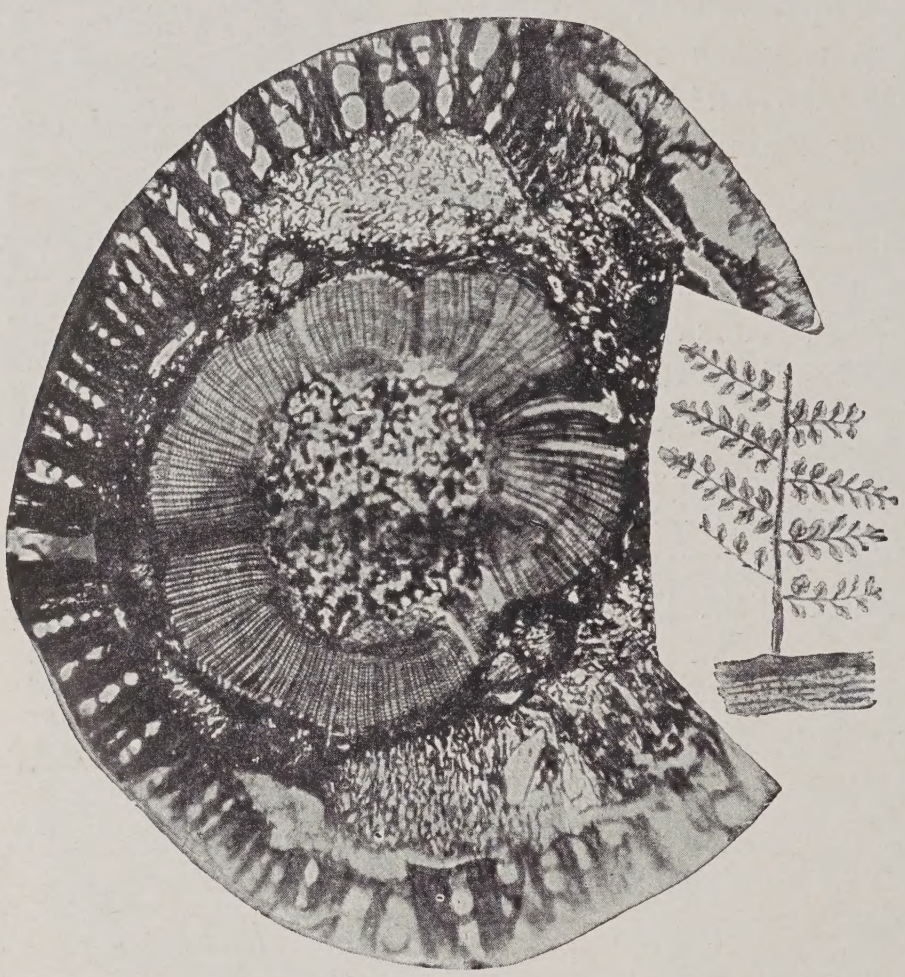
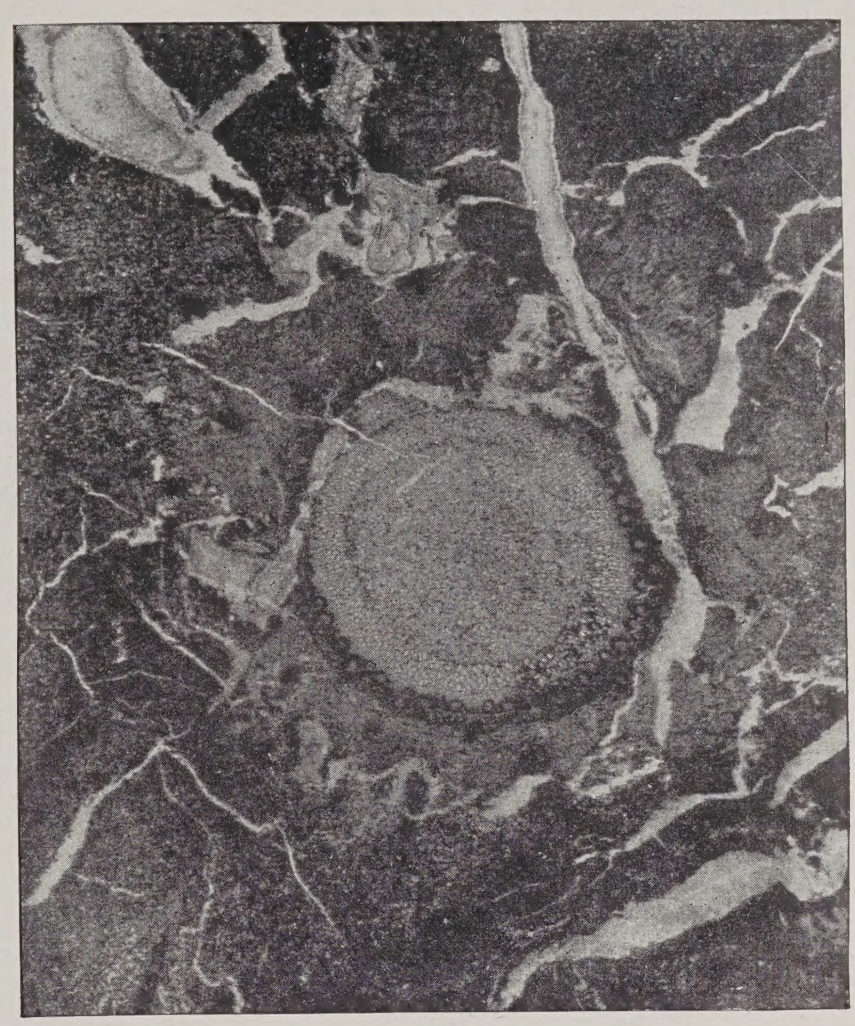


Fig. 27. Querschnitt eines kletternden Farnes (*Lyginopteris*), rechts wohl dazugehörige Fiedern. (Nach Gothan.)

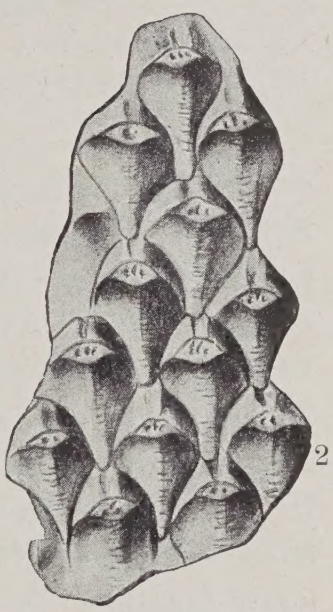
Am Rande der Gewässer wuchs ein riesiges Röhricht, meist gebildet aus den riesigen Schachtelhalmen der Calamarien (Kalamiten Fig. 24, 25); wie oben erwähnt, reichen ihre Anfänge vielleicht bis zum Devon zurück, sicher sind sie im Kulm vorhanden. Auch bei ihnen fand ein Dickenwachstum statt, welches ihre heutigen direkten Nachkommen, die Equiseten, so gut wie ganz wieder verloren haben. Wie bei unseren Schachtelhalmen standen auch bei ihnen die Blätter quirlig, waren aber in verschiedener Weise gestellt, oft sternförmig ausgebreitet. — Aber nicht nur die Wasserränder, auch das Wasser selbst bewohnten jetzt Farnpflanzen. Aus der interessanten Familie der *Sphenophyllaceae* (Fig. 29, 30) sind solche bekannt, die ganz ähnliche Anpassungen zeigen wie einige unserer jetzigen Wasserbewohner, ähnlich wie wir es jetzt bei Hahnenfußarten (*Ranunculus*) aus der Sektion *Batrachium* und bei anderen (einigen *Nymphaeaceae*

usw.) sehen, hatten die Pflanzen fein zerteilte untergetauchte Blätter („Kiemenblätter“) und mehr oder weniger breit zusammenhängende starke Schwimmblätter.



1

Aber nicht nur in bezug auf ihre Anpassungen der vegetativen Teile an die klimatischen und Standortsverhältnisse waren die Farne und Farnverwandten des Karbon bemerkenswert, auch ihre Fortpflanzung geschah in sehr mannigfacher Weise. Die oben erwähnten *Lepidodendron* (Fig. 28, 1, 2) fallen auf durch ihre überreichliche Sporenentwicklung, einige von ihnen verstreuten sie in solchen Massen, daß sie stellenweise Ablagerungen bildeten. Bei einer, im Karbon mit zu den häufigsten zählenden Gruppe, den auch den Bärlappgewächsen verwandten *Sigillariaceae*, die in den verschiedenen Schichten in verschiedenen Formen vorkommt, ist zu bemerken, daß die Sporenträger nicht an den beblätterten Zweigen stehen, sondern daß sie aus dem Stamme, „dem alten Holze“, hervorbrechen, wie wir dies heute auch bei den Blüten oder Blütenständen („Stammblütigkeit“) einer Reihe von Tropenbäumen, besonders Bewohnern des Urwaldes, beobachten (einige Feigenarten, Kakao usw.). — Am wichtigsten aber für die Fortentwicklung des Pflanzenreiches sind die Vorgänge in der ver-



2

Fig. 28. *Lepidodendron* aus dem Karbon. 1. Querschnitt. 2. Schuppige Rinde. (Nach Gothan.)

schiedenen Ausgliederung der Reproduktionsorgane, die schon im Karbon hinüberleiten zur nächsthöheren Gruppe des Pflanzenreiches.

Die Farne und die Mehrzahl der Farnverwandten im Karbon pflanzten sich im wesentlichen in der oben für die Farne als charakteristisch geschilderten Weise fort, die auch heute noch die meisten hierher gehörigen Pflanzen eingehalten haben; wir finden bei ihnen auf den Vorkeimen meist männliche und weibliche Organe vereinigt, nicht

Fig. 29. *Sphenophyllum.* Querschnitt durch den Stengel. (Nach Gothan.)

selten aber auch eingeschlechtliche Vorkeime. Bei unseren jetzt lebenden Schachtelhalmen ist die Dioezie, also die Trennung der Geschlechter, die vorwiegende, aber sie entstehen aus ganz gleichartigen Sporen. Ihre Verwandten des Karbon, die Calamarien, waren aber in dieser Beziehung weiter fortgeschritten, sie hatten große Sporen (Makrosporen), aus denen sicherlich ein kräftigerer weiblicher (anfangs das junge Individuum ernährender) Vorkeim hervorging, kleine (Mikrosporen), die einen kleinen Spermatozoiden erzeugenden männlichen Vorkeim erzeugten.

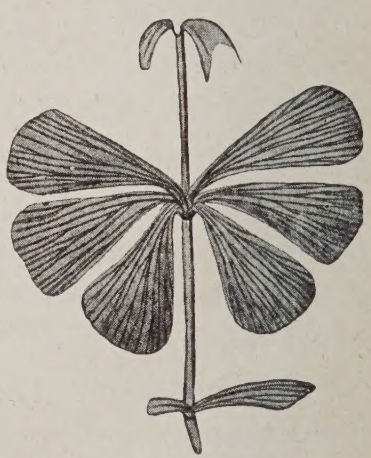


Fig. 30. Beblätterung der *Sphenophyllum.* (Nach Zeiller und Gothan.)

Eine ebensolche Differenzierung der Sporen finden wir heute z. B. bei der zu den Bärlappgewächsen im weiteren Sinne *(Lycopodiales)* gehörigen, jetzt als besondere Reihe abgetrennten Familie der *Selaginellaceae* (Fig. 9) und bei den Wasserfarnen (*Hydropterideae* Fig. 31). Die *Selaginellaceae* können so als die zwergigen Nachkommen der gleichfalls mit verschiedenen Sporen versehenen Schup-

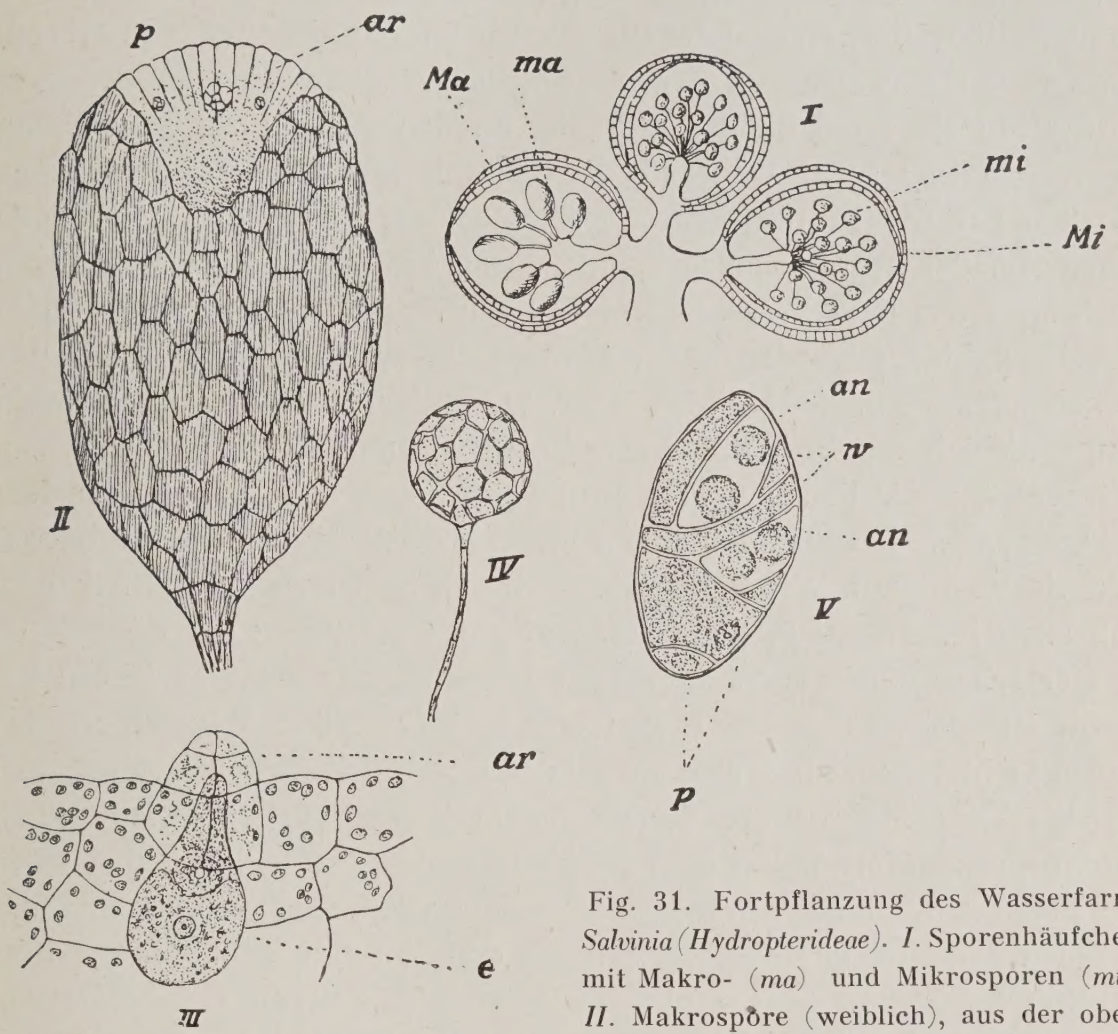


Fig. 31. Fortpflanzung des Wasserfarns *Salvinia (Hydropterideae)*. *I.* Sporenhäufchen mit Makro- (*ma*) und Mikrosporen (*mi*). *II.* Makrospore (weiblich), aus der oben der Vorkeim (*p*) hervorbricht, mit Archegonium. *III.* dieses stärker vergrößert. *IV.* Mikrospore (männlich). *V.* Vorkeim daraus mit Antheridien (*an*). (Nach Migula.)

penbäume gelten. Diese Differenzierung der Sporen in große weibliche und kleine männliche geht bei den jetzt lebenden Formen (und bei den Karbonpflanzen wird es vermutlich ganz ähnlich gewesen sein) Hand in Hand mit einer starken Reduktion der Vorkeime. Auch die durch die reichliche Beigabe plastischen Materials großen Sporen erzeugen nur kleine Vorkeime mit nur einem oder wenigen Archegonien, die z. T. die Spore *(Selaginellaceae)* nur an der Spitze durchbrechen. Noch reduzierter ist der kleine männliche Vorkeim, der nur einige vegetative Zellen und eine oder einige Antheridien

hervorbringt; mit der Produktion der Spermatozoiden ist seine Lebensaufgabe erfüllt.

In dem wichtigsten Akt für die Erhaltung der Art, in dem Gelingen der Befruchtung, waren natürlich alle diese Pflanzen, deren Spermatozoiden nur durch Feuchtigkeit, durch Wassertropfen transportiert werden konnten, sehr von den Standorts-, klimatischen und Witterungsverhältnissen abhängig. Biologisch bedeutet es daher einen großen Schritt weiter, wenn jetzt die großen Sporen nicht mehr in Gestalt eines Dauerzustandes von der Mutterpflanze abgeworfen werden, sondern wenn sie ihren kleinen Vorkeim an den Orten ihrer Entstehung entwickeln und auch während der Geschlechtsreife ihrer weiblichen Eizellen auf der Mutterpflanze verbleiben. Da durch dies Verbleiben ihnen von der Mutterpflanze Schutz durch Blattorgane gewährt, ihnen auch stets aus dem Wasservorrat der Mutterpflanze genügend Feuchtigkeit zugeführt werden kann, so sind sie zweifellos gegenüber den freilebenden kleinen Gebilden sehr wesentlich im Vorteil. Entwicklungsgeschichtlich bedeutet solch Fortleben und Weiterwachsen von befruchteten Eizellen auf der Mutterpflanze gleich einem Parasiten (vgl. oben S. 35, Moose) nichts Außergewöhnliches und keine besondere Schwierigkeit. Wir finden sie mehrfach im Pflanzen- und bekanntlich auch im Tierreich, besonders bei der Entstehung der Säugetiere. — Der sehr reduzierte Vorkeim, der nur noch aus wenigen Zellen besteht, ist meist in einige Lagen schützender Zellen eingebettet. Das ganze Gebilde, welches also in seinen wesentlichen Teilen etwa dem Behälter der Makrospore (resp. der Makrosporen) entspricht (dem Makrosporangium), nennt man jetzt Samenanlage (Ovulum), den darin liegenden Vorkeim Embryosack, welcher wieder eine oder mehrere Eizellen enthält. Die Zweigspitzen, an denen, durch schuppige Blätter geschützt, einzelne oder zahlreiche solcher weiblichen Organe sitzen, wird jetzt weibliche Blüte genannt; einige Morphologen bezeichnen auch schon die Zusammendrängung von Sporenbehältern bei Schachtelhalmen, Bärlappen usw. als Blüte.

Während also das Sitzenbleiben der weiblichen Zellen auf der Mutterpflanze und ihre Weiterentwicklung dort keine entwicklungsgeschichtlich irgendwie schwierige Anpassung bedeutet, erlangte dieser Schritt erst dadurch für die Pflanzen Bedeutung, daß sich mit ihm die Möglichkeit der Befruchtung auf der Mutterpflanze einstellte. Dies geschah nun dadurch, daß an der Samenanlage ein Tropfen (Befruchtungstropfen) ausgeschieden wurde, resp. daß eine Verschleimung von Zellen stattfand. Die kleinen Sporen, die in großen Mengen erzeugt wurden, gelangen durch den Wind wie Staub (daher jetzt

Steppenlandschaft bei Boma an Congo.
Tiefsee-Expedition 1898—1899 (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Phoenix reclinata, Ostafrika: Ussindia, Viktoriasee (Phot. Dr. Holtz)

Blütenstaub [Pollen] genannt) auf die weibliche Blüte, werden dort von dem Befruchtungstropfen, der die Befruchtung von den Witterungsverhältnissen einigermaßen unabhängig macht, festgehalten und keimen in seiner Feuchtigkeit. Ähnlich wie bei den oben erwähnten Selaginellen und Wasserfarnen besteht auch jetzt der männliche Vorkeim, der Pollen, aus einigen wenigen Zellen, und bis zu den höchstentwickelten Blütenpflanzen ändert er sich nicht mehr wesentlich. Er treibt schließlich ein schlauchartiges Gebilde, den Pollenschlauch, auf die Samenanlage zu, und dadurch erfolgt die Befruchtung. Eine Ausbildung von Spermatozoiden ist nur noch bei den *Cycadaceae* und bei *Ginkgo* beobachtet worden; da mit dem Hinwachsen zur Samenanlage resp. zum Embryosack, diese schwimmenden Gebilde mit Eigenbewegung überflüssig geworden sind, verschwinden sie und (vielleicht ähnlich wie bei manchen niederen Pflanzen, Algen usw.) tritt der Inhalt der männlichen Zelle direkt in die weibliche über.

Mit dem Fortfall der Ausbildung der Makrospore als selbständig werdender von einer derben Haut geschützten Spore geht der Pflanze ein Dauerzustand, ein Zustand, in dem die Fortpflanzungsorgane ungünstige Jahreszeiten überdauern und verbreitet werden können, verloren. In einem tropischen Klima, wie es im Karbon herrschte, können wohl zunächst Pflanzen ohne solche Dauerzustände existiert haben. Bei einer Anzahl von farnartigen Resten, die mit zu den häufigsten Fossilien des Karbon gehören, kennt man schon im Karbon oder Unterkarbon keine Spur von Sporenbildung resp. von den Sporenhäufchen der Farne. Wir haben es also schon hier (ihr Vorkommen im Oberdevon ist zweifelhaft) mit Samenpflanzen, die eine ganz farnartige Tracht besitzen (Pteridospermen oder Farnsamer), zu tun. Potonié nannte die ganze Gruppe *Cycadofilices* (Fig. 34, 35).

Die meisten Vertreter dieser Gruppe[57] sind in der Tracht echten Farnen sehr ähnlich, weisen aber außer durch das Vorhandensein der Samen, auch durch ihre anatomischen Verhältnisse, so durch die bei verschiedenen beobachteten Tracheiden mit gehöften Tüpfeln im Holze auf die nacktsamigen Pflanzen, besonders die Cycadaceen hin. Auch die Samenbildung ist bereits zu großer Vollkommenheit gediehen und läßt keine Anklänge an die Farne mehr erkennen, stimmt

[57] D. H. Scott in Lotsy Progressus rei botanicae I. (1907) 190 ff. (dort auch besonders die Englische Literatur). — Lotsy, Botanische Stammesgeschichte II (1909), 706 ff. — Chodat, Arch. sc. phys. et nat. Genève XXVI (1898). — Hörich, Naturwiss. Wochenschr. N. F. VI (1907) 215.

vielmehr in allen wesentlichen Zügen mit den Cycadeen überein. Eine große Reihe, namentlich von den englischen Schriftstellern hierher

Fig. 32. Friedenspalme (*Cycas*). (Aus Parey, Gartenbaulexikon.)

Fig. 33. Fruchtblatt von *Cycas revoluta* (Nach Warming.)

gezogener Reste (*Pteridospermae* usw.), sind mehr oder weniger unsicher; einige rechnen eine größere Zahl von Karbonpflanzen hierher, so auch Lotsy (a. a. O., 1909), der eine ausführliche Zusammenstellung mit Abbildungen gibt. Noch jetzt gibt es z. B. Cycadaceen (Friedens-„palmen") (Fig. 32) mit außerordentlich farnähnlichen Blättern (z. B. *Stangeria*). — Es ist sehr möglich, daß also die ältesten Pflanzen dieser Gruppe die jungen Embryonen, wenn diese bis zu einem gewissen Grade auf die Mutterpflanze sich entwickelt hatten, abwarfen und daß die jungen Pflanzen dann (ähnlich den jetzt lebenden

Fig. 34. „Samentragende Farne" aus dem Karbon; in der Mitte ein Samen. (Nach Gothan.)

Rhizophora-Arten an geeigneten Stellen sofort selbständig weiterwuchsen. Allmählich mögen dann die Embryonen mit der ihnen beigegebenen Reservesubstanz, durch Erzeugung einer Samenschale usw. die Fähigkeit erlangt haben, kürzere oder schließlich längere Zeit sich vor dem Weiterwachsen (also vor der Keimung) lebend zu erhalten und so transportfähig zu werden. Die Ausbildung einer solchen sehr zweckmäßigen Anpassung kann nicht besonders auffallen, da wir ja bei unsern jetzt lebenden Pflanzen zahlreiche solche Dauerzustände (auch rein vegetativ) zustande kommen sehen. Manche Zwiebeln, Knollen, unterirdisch oder oberirdisch, Brutknospen usw. können sich oft jahrelang lebend erhalten, ohne an für ihr Wachstum geeignete Stellen zu gelangen.

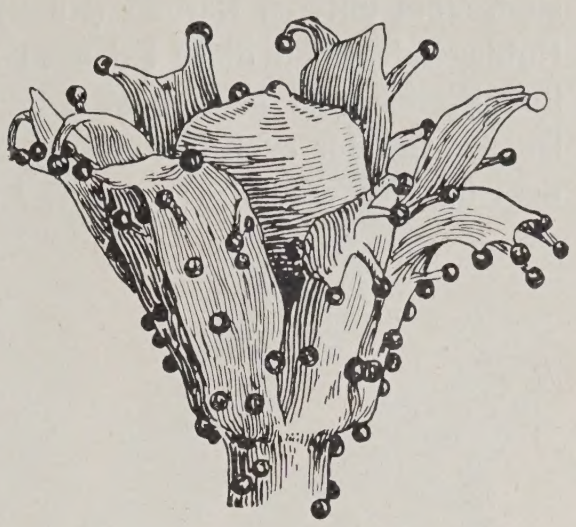


Fig. 35. Ein *Cycadofilix*. Samen mit drüsiger Cupula. (Nach Oliver und Scott.)

Besonderes Interesse bieten auch die Untersuchungen über die Reihe der *Bennettitales*[58] (Fig. 31), die den Cycadaceen verwandt sind. Bei ihnen sind die weiblichen Zapfen aus gestielten Samen und zwischen ihnen stehenden langen haarförmigen Gebilden (Paraphysen, Potonié), die oben verbreitert sind und dadurch die Samen von der Außenwelt abschließen, gebildet. Um einen solchen Zapfen herum stehen im Kreise 10—20 farnähnliche, in ihrem unteren Teile miteinander verbundene, einfach gefiederte, spreitenlose Wedel (Fig. 31), deren Fiedern zwei Reihen von Sporangien tragen, die denen noch lebender Farne *(Marattia)* sehr ähnlich sind, die männlichen Organe, Pollensäcke!

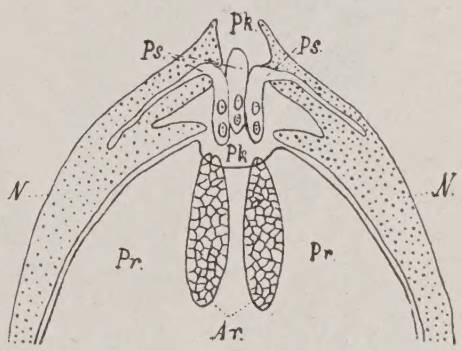


Fig. 36. Befruchtung von *Zamia integrifolia* (Cycadacee). Längsschnitt durch das obere Ende des Nucellus mit 3 Pollenschläuchen *(Ps)* und 2 Archegonien *(Ar)* im Prothallium *(Pr)*; im Nucellus *(N)* oben die Pollenkammer *(Pk)*. (Nach Webber.)

Besonders wichtig unter den Samenpflanzen ist eine Gruppe der

[58] G. R. Wieland, American Fossil Cycads. Carnegie Instit. Washingt. 1906, vgl. Hörich in Naturwiss. Wochenschrift. N. F. VII (1908) 811 ff. — Nathorst, Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1909—10.

Cordaitenbäume (*Cordaitaceae* mit *Cordaites*, *Artisia* usw., Fig. 38, 41), von denen Blätter und Samen (*Trigonocarpus* usw., Fig. 35) bekannt sind. Vom unteren Karbon (Kulm) bis zu dem dem Karbon folgenden Rotliegenden sind diese Pflanzen häufig, dann sterben sie völlig aus; ihre Blätter sind lang, bandförmig mitunter bis mehrere Dezimeter), längsadrig oder auch handnervig. — Das Mark der Stämme ist ähnlich dem unserer Walnuß- (*Juglans-*) Arten quergefächert, daher sind die Marksteinkerne (Fig. 40) sehr auffällig.

Fig. 37. Vollständiges Fortpflanzungsorgan von *Cycadeoidea* (etwas schematisch), links ein noch eingebogener, rechts ein entfalteter männlicher Wedel, in der Mitte der weibliche Zapfen. (Nach Wieler.)

Im obersten Karbon finden sich dann besonders dadurch interessante Fossilien, daß bei noch jetzt lebenden Nadelhölzern außerordentlich ähnliche Formen auftreten. Die Gattung *Walchia* (Fig. 42) findet sich im obersten Karbon sehr selten, im Rotliegenden dann aber häufig. Gothan hat bei seinen wichtigen holzanatomischen Untersuchungen der lebenden und fossilen Nadelhölzer auf die große Ähnlichkeit, sowohl der Laubzweige als der Steinkerne und der Holzanatomie mit *Araucaria* hingewiesen (am bekanntesten ist unsere „Zimmertanne“ *A. excelsa*, der auch manche Walchien (Fig. 42) sehr ähnlich sind). Auch die ersten echten *Cycadaceae* treten im Karbon auf. — Bemerkenswert ist weiter, daß noch im Karbon die schon oben (S. 24 ff.) erwähnte Gabelverzweigung weit verbreitet ist (Potonié), die aber dann stark zurücktritt.

Oben S. 39 wurde schon auf die im Karbon sehr weite Verbreitung eines gleichmäßig tropischen Klimas hingewiesen und die sich daraus ergebende Monotonie der Flora. Ebenso wurde erwähnt, daß die An-

nahme, die einzelnen Arten hätten sich in der Mehrzahl weit über die Erde verbreitet gefunden, irrtümlich war. Gothan[59] weist nach, daß nicht nur die bekannte Differenzierung der Flora der nördlichen und

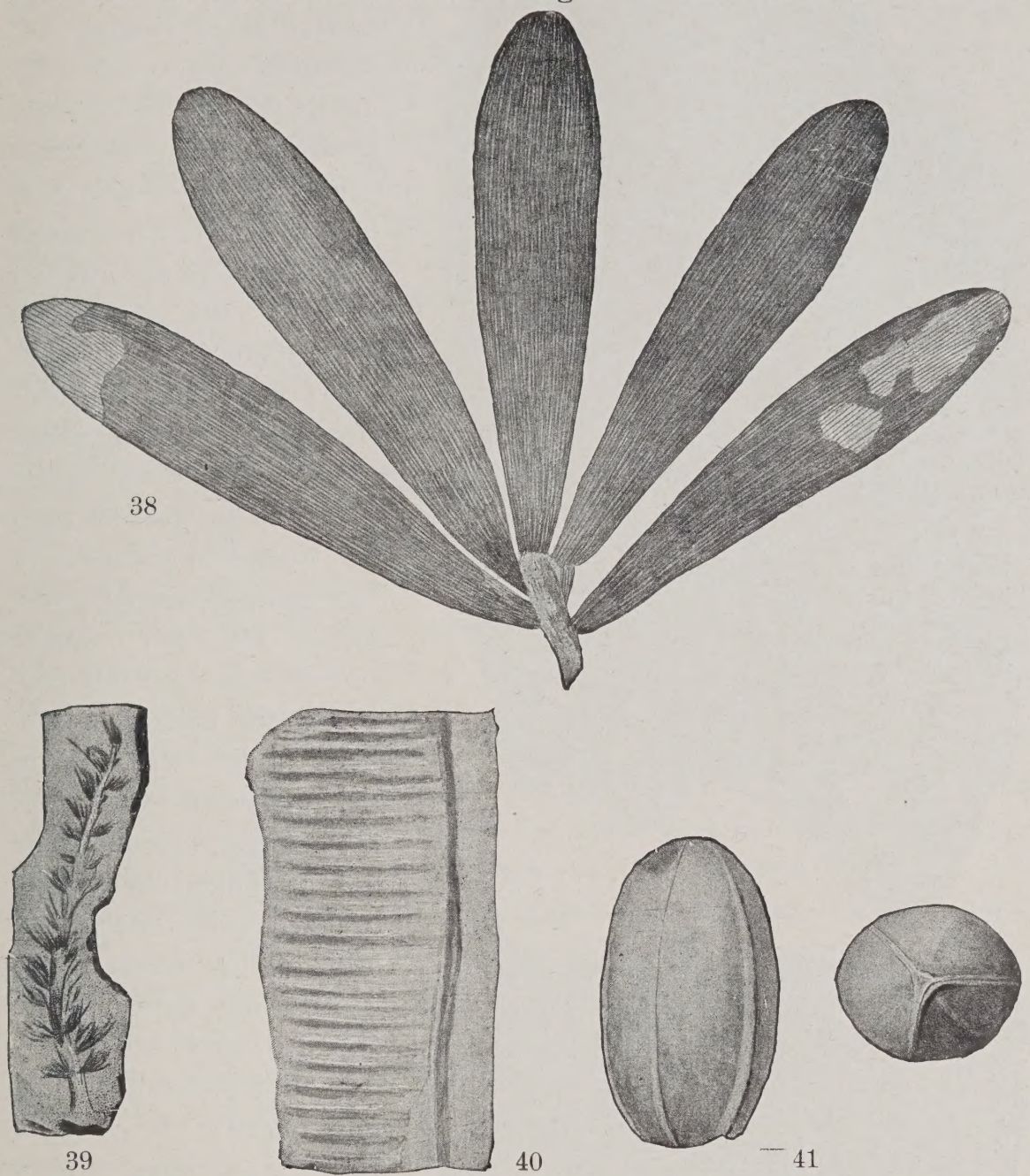


Fig. 38—41. *Cordaïtes.* 38. Blätter. (Nach Zeiller u. Gothan.) 39. Blütenstand *(Cordaianthus).* (Nach Gothan.) 40. Marksteinkern eines Cordaitenbaumes. (Nach Gothan.) 41. Same von einem Cordaitenbaum. (Nach Zeiller.)

der südlichen Halbkugel bestanden hat, deren Typen nur in Einzelfällen auf die andere Hemisphäre übergingen; beiden Halbkugeln waren sehr charakteristische Gattungen eigen. Auch die Floren der östlichen und westlichen Halbkugel zeigten in sich sehr wesentliche Differenzie-

[59] Monatsberichte der Deutschen Geolog. Gesellsch. LXI (1909) Nr. 7, 313 ff. — Entwicklung der Pflanzenwelt 55 ff.

42

43

rungen. Wenn auch einige Typen eine sehr weite Verbreitung aufweisen, besitzt jedes Gebiet, namentlich im mittleren produktiven Karbon seine floristischen Eigentümlichkeiten, seine Lokalfärbung. Gothan weist a. a. O. eine ganze Reihe solcher auf bestimmte Kontinente (Europa usw.) oder auch nur auf bestimmte Kohlenreviere beschränkte Arten nach. — Bemerkenswert ist noch das Auftreten der im mittleren produktiven Karbon nicht oder nur andeutungsweise auftretenden Farne mit behaarten Fiedern (a. a. O. S. 325) in den jüngeren Schichten; ob durch klimatische Schwingungen hervorgebracht? — Die mächtigen Steinkohlenablagerungen des Karbon, die wir heute abbauen, sind nach Potonié und anderen an Ort und Stelle entstandene Reste ehemaliger riesiger Waldmoore, wie sie heute ähnlich in den tropischen Urwaldmooren oder in den amerikanischen *Taxodium*-Sümpfen (Cypressenswamps; vgl. dieselben

Fig. 42 u. 43. Pflanzen aus dem Rotliegenden. (Nach Gothan.) 42. *Walchia*. 43. *Callipteris*.

unten) vorhanden sind. Gothan weist mit Recht den „Einwand“ zurück, die Kohlenflöze könnten keine Moore gewesen sein, da sich keine fossilen Moose dort finden. Nie haben Potonié u. a. behauptet, es seien Moosmoore gewesen (es gab sicher [vgl. S. 31] damals auch noch keine Moose); eine Reihe noch jetzt bestehender Waldmoore usw. sind keine Moosmoore.

In der letzten Periode des Palaeozoikums, dem **Perm** oder **Dyas,** zu dem auch das schon genannte **Rotliegende** gehört, entwickelte sich im wesentlichen die Karbonflora weiter, die Übergänge zwischen beiden sind so unmerklich, daß man von einer Permo-Karbon-Flora (Gothan) sprechen kann. Die Cordaitenbäume, die Walchien sind häufig, die Hauptentwicklung der Farnpflanzen ist vorüber, und wenn sie auch noch eine ganz erhebliche, die übrigen Formen überwiegende Rolle spielen, geht ihre Formenzahl doch allmählich zurück, die Samenpflanzen dagegen erfahren eine deutliche Zunahme. — Auf der südlichen Halbkugel greift eine mehr oder weniger starke Vereisung besonders in den *Glossopteris-* (s. S. 43) Gebieten, die sogenannte Perm-Eiszeit, in die Entwicklung des Pflanzenreichs ein, Formen vernichtend und weite Strecken der bisherigen Flora beraubend. Vielleicht ist diese Eiszeit einer der unbekannten Gründe für die beginnende ausgesprochene Spezialisierung der Flora in einzelnen Floragebieten. Diese in ihren Ursachen bei der damals herrschenden Wärmeverteilung auf der Erde noch rätselhaftere Eiszeit als die diluvide (s. dieses weiter unten), kann nach F. v. Richthofen nur durch das Zusammentreffen einer starken Exzentrizität der Erdbahn mit dem Winter der südlichen Hemisphäre in Erdferne erklärt werden.

Während die Walchien im Rotliegenden häufig und charakteristisch sind, sind die Vertreter einiger anderer Pflanzengruppen nur selten zu beobachten, aber trotzdem gerade als Vorläufer der später folgenden Pflanzenwelt um so wichtiger. Wir meinen hiermit das Erscheinen der ersten Angehörigen zweier neuer Nacktsamersippen, der cycadaenartigen Gewächse (Cycadophyten, „Palmfarne“) und der ginkgoartigen Gewächse *(Ginkgoales)*. Bevor wir aber auf diese übergehen, müssen wir unseren Blick noch auf die Entwicklung der Pflanzenwelt anderer Gegenden des Erdballs, vor allem der Südhemisphäre richten, wo sich gegen Ende unserer Steinkohlenzeit eine Pflanzenwelt ausbreitete, die ganz selbständige Formen zeigte und mit unserer „permokarbonischen“ (s. oben) Pflanzenwelt keine Berührungspunkte aufwies (Gothan).

Gothan[60] fährt dann fort: „Wir hatten gesehen, daß sich in den

[60] Gothan, W., Entwicklung der Pflanzenwelt. Grundzüge der Palaeobotanik in C. W. Schmidt, Natur und Mensch II. 2. Teil, S. 223—25.

Gegenden, wo unsere Steinkohlenflora ‚blühte', eine ziemlich lückenlose Folge derselben von den ältesten Steinkohlenschichten zur Kulmzeit bis zum Rotliegenden hinauf darbietet. Wir hatten weiter hervorgehoben, daß verschiedene Charaktertypen unserer Kulmflora ähnlich den oberdevonischen eine weltweite Verbreitung aufzuweisen haben. Von der späteren, eigentlichen Steinkohlenflora kann man da aber nicht mehr sagen. In den Gebieten der Erde, die man als Gondwanaländer bezeichnet, ist von dieser Flora überhaupt nichts zu spüren. Eine unüberbrückte Lücke klafft hier zwischen der ältesten karbonischen Flora und derjenigen, die sich etwa um die Wende der Steinkohlen- und Rotliegenden-Zeit dort zeigt. Viele dieser Gebiete sind durch das Eintreten einer (oben S. 55 erwähnten) Eiszeit im Perm ausgezeichnet, und in deren Gefolge tritt nun die eigentümliche, als Gondwana- oder *Glossopteris*-Flora (*Glossopteris* s. S. 43, Fig. 26) bezeichnete Pflanzengemeinschaft auf. Zu den Gondwana-Gebieten gehören: das südliche Brasilien, Argentinien, die Falklandsinseln, das Gebiet des jetzigen Südpols, Südafrika bis hinauf nach Deutsch-Ostafrika und Madagaskar, nördlich des Äquators Afghanistan, Ostindien, Bengalen, dann Australien und Neuseeland. Es ist also ein Komplex von Gebieten, der sich ‚zirkumpolar' um den Südpol herum erstreckt, aber auch in den Vorkommen in Mittelasien weit nach Norden ausholt; Spuren zeigen sich auch noch in Sibirien und nach Westen über das Uralgebiet bis ins nördliche Rußland hinein. Charakterpflanzen sind zunächst die farnartig aussehenden zungenförmigen Blätter der Glossopteriden (S. 43, Fig. 26) mit ihrem charakteristischen Adermaschennetz, die man in den typischen Gebieten dieser Pflanzenwelt nirgends vermißt, zu denen dann auch andere farnartige Gewächse hinzutreten. Häufig sind auch verschiedene schachtelhalmartige Gewächse *(Phyllotheca)* und insbesondere lange, bandförmige Blätter, die an unsere Cordaiten (S. 53) erinnern und auch recht mit ihnen verwandt sind *(Noeggerathiopsis)*. Die *Glossopteris*-Flora läßt sich von den ältesten Schichten, wo sie vorkommt („Permokarbon") hindurch verfolgen durch Schichten, die unserer Trias entsprechen müssen, bis zum Ende dieser Formation; sie verarmt dann schnell und nähert sich im Gepräge der gewöhnlichen Juraflora. In unseren Gebieten wurden dagegen die Pflanzenfunde oberhalb des Rotliegenden lange Formationen hindurch verhältnismäßig spärlich, was damit zusammenhängt, daß bei uns vom Zechstein an durch einen Teil der Trias hindurch Trockengebiete eine Hauptrolle spielen, in denen das Pflanzenwachstum gering war und Fossilien sich schwer erhielten. Erst im Keuper finden wir wieder eine größere Häufigkeit und Ausgiebigkeit der

Funde unserer heimischen Pflanzenwelt, die von der permischen sehr abweicht.

Die *Glossopteris*-Flora ist an gewissen Stellen mit unserer heimischen jungkarbonischen Pflanzenwelt in Fühlung getreten, insbesondere im südlichen Brasilien und in Rußland und Sibirien. Das Zusammenkommen der beiderlei Florenelemente ergibt zugleich einen wichtigen Hinweis für das Alter der *Glossopteris*-Flora von unserer Steinkohlenzeit aus gesehen.

4. Periode. Zeit der Nacktsamer, der Gymnospermen

Zechstein bis unterste Kreide

In der Zechsteinperiode macht sich zunächst eine starke Vermehrung der Samenpflanzen bemerkbar. Gegenüber dem Pflanzenreichtum des Buntsandstein erscheint die Zahl der Pflanzenarten ziemlich klein, aber schon in der ältesten Schicht, dem Kupferschiefer, völlig verändert. Vorherrschend zeigen sich die ersten Nadelhölzer, Coniferen, namentlich die bald lang-, bald kurznadeligen *Ullmannia*-Arten, daneben traten schon Reste vom *Voltzia* auf, einer Gattung, die man zu den Taxodieen, den Sumpfzypressen, rechnet. Seltener beigemischt sind farnartige Gewächse, die wohl zu den im Karbon häufig gewesenen Pteridospermen gehören. Dann aber treten, wie schon S. 55 bemerkt ist, die ersten Vertreter der *Ginkgo*-Bäume auf, namentlich eigentümlich handförmig geteilte Blätter, die *Baiera* (Fig. 44) genannt werden.

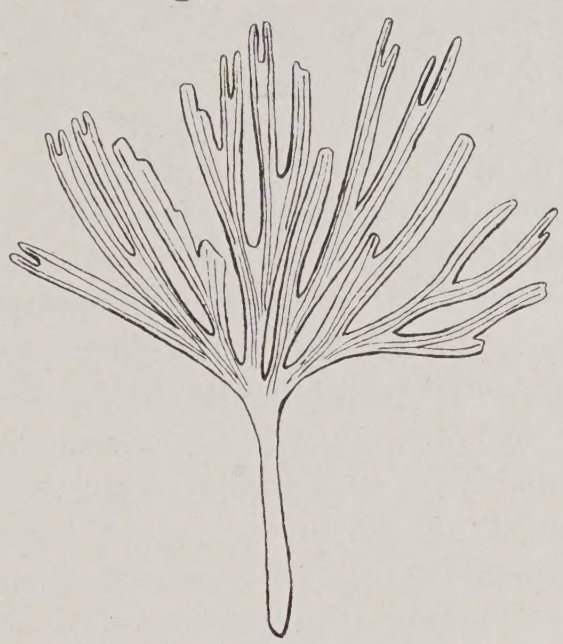


Fig. 44. *Baiera Muensteriana* aus dem Rät von Franken. (Nach Schenk.)

In der nächsten Periode der nach den tierischen Resten vorgenommenen geologischen Einteilung zum **Mesozoikum** gerechneten **Trias** hat sich schon in den untersten Schichten (dem **Buntsandstein** usw.) die in den vorhergehenden Erdperioden eingeleitete Umwandlung der Flora vollzogen, die Riesen-Schachtelhalme und -Bärlappe sind so gut wie ganz verschwunden, an ihre Stelle treten echte Schachtelhalme usw.; die Pteridophyten, die Farne und Farnverwandten, treten hinter den Samenpflanzen zurück. Bemerkenswert ist aus dem Buntsandstein eine sehr eigenartige Pflanze *(Pleuromoia)*, die

wohl ein Zwischenglied darstellt zwischen den Sigillarien des Karbon und den jetzt als kleine binsenähnliche Gewächse im Gewässer lebenden Brachsenkräutern *(Isoëtes)*, die sich trotz ihrer heutigen Kleinheit als einzige Farnpflanzen noch ein echtes Dickenwachstum in ihrem knolligen Stamme bewahrt haben. Gothan (1926) schildert *Pleuromoia* als sukkulente, dem Wüstenklima angepaßte Pflanze folgendermaßen: Es ist eigentlich weiter nichts, wie ein dicker Stengel mit einer zapfenförmigen Blüte am Gipfel und einem Wurzelstock, der bis zu gewissem Grade Ähnlichkeit mit manchen Sigillarien zeigt, so hat man sie als einen letzten Nachläufer der Schuppenbäume der Steinkohlenformation angesprochen und andrerseits (wie bemerkt) ihre Verwandtschaft mit den Isoëten betont. — Aus der Zeit des **Muschelkalkes,** der als Gestein ja im wesentlichen Meeresablagerungen darstellt, sind nur außerordentlich wenig Reste von Lebewesen des Landes erhalten. Man kennt nur vereinzelte Coniferenzweige, einige Stämme, Reste von Farnpflanzen usw., die vom Lande ins Meer geschwemmt worden waren. — Im **Rät** und namentlich in der **Keuper-Periode,** den obersten, jüngsten Schichten der Trias sind wieder sehr zahlreiche Pflanzenreste zur Ablagerung gekommen. Im ganzen schließt sich die Rät- und Keuperflora sehr eng der folgenden des Jura an, so daß es verschiedene Schriftsteller (so auch Gothan) für zweckmäßig halten, beide vereinigt zu besprechen.

Aus dem **Jura** finden wir dann im oberen Jura echte *Araucaria*-arten (vgl. oben S. 52), deren Angehörige heute der südlichen Halbkugel angehören, und auch schon andere Gruppen der Pinaceen, namentlich die jetzt so verbreiteten Abieteen, zu denen die größte Mehrzahl der heutigen Nadelhölzer gehört, kamen damals vor, vielleicht reichen ihre Anfänge schon bis zum Rät zurück. Die Cupressoideen (durch die gegenständigen Blätter sehr ausgezeichnet) treten im jüngeren Jura auf. Älter scheinen die *Taxodieae,* zu denen die Sumpfzypressen *(Taxodium)* und die Mammutbäume *(Sequoia)* gehören, zu sein (vgl. oben S. 57 *Voltzia* aus dem Kupferschiefer); die jetzt lebende Gattung *Sequoia* ist bereits zu Anfang der Kreideformation nachweisbar; *Taxus,* Eibenbäume, finden sich gleichfalls schon im Jura, während von den Abieteen, die jetzt unter den Nadelhölzern herrschen, nur noch spärliche Vorläufer auftreten (vgl. unter Kreidezeit). — Im ganzen zeigt auch die Juraflora noch eine sehr große Gleichmäßigkeit, viele Typen sind weit verbreitet, und ähnlich wie im Karbon sind auch hier Lokalfärbungen vorhanden. Während der Dauer der Juraperiode müssen aber stärkere Änderungen des Klimas sich bemerkbar gemacht haben. Besonders interessant ist, daß sich

hier zuerst Jahresschwankungen in der Temperatur nachweisen lassen. Gothan[61] hat die Klimazonenbildung genauer untersucht und gefunden, daß besonders in den Liasresten die Jahresringbildung überwiegt, aber daß die Jahrringe nicht so scharf ausgeprägt sind wie im Tertiär und wie jetzt, daß sie aber in den betreffenden Hölzern stets periodisch-regelmäßig sind. Aus früheren Erdperioden als Jahresringe angesprochene Bildungen erwiesen sich als Quetschungen oder unregelmäßige Wachstumsstörungen. Während die mit Dickenwachstum begabten Stämme des Karbon usw. eine gleichmäßige Holzbildung zeigen, beginnt im Jura die Ausbildung von weitmaschigem Frühjahrs- und engmaschigem Sommerholz, also die Bildung echter Jahresringe. In den warmen Teilen der Erde fehlten sie auch damals (Jura von Britisch-Ostafrika), wie noch jetzt in den Tropen, aber je mehr man sich dem Nordpol näherte, desto deutlicher wurden sie; Holzreste aus dem oberen Jura (oder der unteren Kreide) von König-Karlsland unter 78°—80° n. Br. zeigen so scharf abgesetzte Jahresringe wie unsere Nadelhölzer, ein Beweis, daß damals eine starke Abkühlung am Pol erfolgt war (Gothan 83). Damit muß eine deutliche Ausbildung von Florenreichen eingeleitet sein, die jetzt auch geologisch belegt ist. An den nördlichsten Fundorten von König-Karlsland, an denen die Jahresringe scharf ausgebildet erscheinen, an denen also das Klima zeitweise kühl war, große Kontraste aufwies, finden sich großenteils Abieteen, die wärmeliebenden Araukarien fehlen dort schon, während sie in den südlicheren Breiten (auch bei uns) zahlreich vorkommen. Im oberen Jura scheinen in den hohen Breiten auch die *Cycadales* abgenommen zu haben oder waren vielleicht schon ganz verschwunden,[62] die Nadelhölzer dominierten, die Farne waren spärlich und klein. Südlich von 70° sind die *Cycadales* dagegen bekannt, der Unterschied gegenüber unseren Breiten mit noch tropischem Klima beginnt etwa mit 75°. Die Schlüsse, die Gothan namentlich in der zuletzt zitierten meisterlich durchgeführten Arbeit zieht, sind eben so geistvoll wie einleuchtend. Die schwache Jahresringbildung, die zuerst auftritt bei Gehölzen inmitten einer fast oder ganz rein tropischen Vegetation, führt er auf schwache aber regelmäßige Temperaturerniedrigungen im Winter zurück, die die tropische Vegetation zwar stocken läßt, wie wir es heute noch in manchen

---

[61] Die Frage der Klimadifferenzierung im Jura und in der Kreideformation. Jahrb. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. XXIX (1908) 2. 220.

[62] Nathorst, Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XXX (1897) 74. — Solms, Die strukturbildenden Pflanzenreste von Franz-Joseph-Land, ebendort XXXVII (1901).

Teilen der Erde sehen, sie aber nicht schädigt; das durchschnittliche jährliche Minimum dürfte bis auf etwa 4° gesunken sein, in den von Abieteen bewohnten nördlichsten Teilen wird dagegen der Frost schon seine regelmäßige Wirkung geübt haben. — Mit Recht weist auch Gothan darauf hin, daß sich solche Schlüsse nur aus den Hölzern der immergrünen Nadelhölzer ziehen lassen. Laubhölzer sind nicht zu verwenden, da ja auch unsere Tropenlaubbäume trotz gleichartigen Klimas zum Teil „Jahresringe" aufweisen, die mit dem auch im gleichmäßigsten Klima in verschiedenen Gruppen herrschenden Laubwechsel zusammenhängen (Volkens)[63], der zwar meist eine gewisse Regelmäßigkeit aufweist, aber oft keine Abhängigkeit von klimatischen Dingen zeigt.

Europa war damals nicht als Kontinent vorhanden; soweit es nicht vom Meere bedeckt war (marine Ablagerungen!), waren seine Landstücke zu Afrika oder Asien gehörig. Es scheint bereits eine Spaltung zwischen Nord- und Südamerika bestanden zu haben, die zu der so sehr verschiedenartigen Entwicklung der Floren (vgl. unten) geführt hat. Afrika hat sehr wahrscheinlich damals mit Madagaskar und Indien zusammen gehangen, ja manche Schriftsteller sind der Meinung, daß auch eine Verbindung mit Südamerika bestanden habe, da so manche gemeinsame Grundzüge in den Floren vorhanden sind. Neuseeland, Australien und die Malayischen Inseln würden als Rest eines antarktischen Kontinents zu betrachten sein. Die Ausbildung von Florenreichen prägt sich z. B. in dem gänzlichen Fehlen der sonst sehr verbreiteten Ginkgobäume in Indien und in der Antarktis aus.[64]

5. Periode. Die Zeit der Bedecktsamer oder Angiospermen
(Untere Kreide [Gault] bis zur Jetztzeit)

In der nun folgenden **Kreidezeit,** in der Europa z. T. als Land ausgebildet war, zeigt sich eine weitere Vervollkommnung der Pflanzenwelt, die vielleicht schon im Jura eingeleitet worden, deren jurassische Reste aber zu unvollkommen sind, um mit Sicherheit gedeutet zu werden. Bis zur Juraperiode oder auf dem größten Teile der Erdoberfläche noch in der unteren Kreide war die Blütenbildung der höchstentwickelten Pflanzen recht monoton geblieben, in den weiblichen Blüten (resp. Blütenständen), die meist zapfenartig gestaltet waren, aber doch in der äußeren Form eine mannigfache Modifi-

[63] Volkens, G., Der Laubwechsel tropischer Bäume. Gartenflora 1903. — Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.

[64] Nathorst, Sur la flore fossile des régions antarctiques. Comptes rend. Acad. sc. Paris. Juin 1904, 3.

kation erfahren hatten, wurden die zarten weiblichen Geschlechtsorgane, die Samenanlagen mit dem Embryosack resp. den Eizellen nur durch einfache Blattgebilde, an deren Grunde die Samenanlagen meist saßen, geschützt. Zur Zeit der Empfängnisfähigkeit, also zur Blütezeit, mußten sie, damit der Befruchtungstropfen (usw.) dem Pollen zugänglich wurde, sogar mehr oder weniger freigelegt werden. Auch bei der Entwicklung der Samen waren diese meist nur durch das angepreßte Schutzblatt, die Fruchtschuppe, geschützt, hier und da fand allerdings schon damals nach der Blütezeit ein Verwachsen der Fruchtschuppen oder doch ein festes Verkleben derselben statt. Wegen des mangelhaften Schutzes der jungen Organe bezeichnet man diese ältesten Samenpflanzen, von denen bisher die Rede war, als Nacktsamige *(Gymnospermae)*. Die Weiterentwicklung des Pflanzenreichs läuft nun im wesentlichen neben einer möglichsten Sicherstellung der Befruchtung auf einen immer wirksameren Schutz der Samenanlagen und der jungen Samen, also auf einen „Brutschutz" hinaus. Schon bei der noch zu den Gymnospermen gerechneten Gruppe der *Gnetales,* die in drei untereinander sehr unähnlichen Gruppen noch jetzt leben, sehen wir, daß die weibliche Blüte in ein schlauchförmiges Gebilde eingeschlossen ist, daß also ein Blattorgan um die Samenanlage herum mit seinen Rändern verwachsen ist. Čelakovsky deutet dies Gebilde als das Fruchtblatt (die Fruchtschuppe), Straßburger und Stapf wollen in ihm das Integument der Samenanlage sehen. Daß die *Gnetales* auch sonst sich bereits von den übrigen Nacktsamigen entfernen, zeigt ihre Holzanatomie, sie besitzen echte Gefäße mit Leitungsgewebe, die den Gymnospermen sonst fehlen. Das schlauchförmige Blattgebilde schließt die Samenanlage also ringsum ein, die halsartige Öffnung kann aber nicht geschlossen werden, da ja der Befruchtungstropfen dort hervortreten muß; da bedeutet es denn einen großen Schritt vorwärts, wenn die zur Befruchtung notwendige Feuchtigkeit nicht mehr von der Samenanlage, sondern von dem einschließenden Blattgebilde geliefert wird, wenn also an der Spitze des die Samenanlage einschließenden flaschenförmigen Gebildes eine Gruppe drüsiger Zellen die zum Anheften und zur Keimung nötige Flüssigkeit absondert: es entsteht das wichtige Organ der Narbe. Der Halskanal des jetzt Fruchtknoten genannten Gebildes kann nun ganz geschlossen werden, für den Pollenschlauch braucht nur ein lockeres Zellgewebe zum Hindurchdringen zu bleiben. Die Samenanlage ist vor allen direkten äußeren Einflüssen geschützt, ebenso der junge Same, es entstanden die Bedecktsamigen, die *Angiospermae.*

Wo die Bedecktsamigen zuerst entstanden sind, läßt sich nicht sagen, ja nicht einmal, ob sie einheitlichen, monophyletischen Ursprungs sind, oder ob die zweckmäßige Einrichtung des Fruchtknotens mit der Narbe, wie viele solche Organe, mehrfach unabhängig voneinander aufgetreten ist. Tatsache ist, daß in den Ablagerungen an verschiedensten Punkten der Erde, in denen ihre Reste (zumeist Blätter) zuerst gefunden werden, schon eine große Zahl von ihnen aus der Gruppe der Zweikeimblättler, der Dikotyledonen, auftritt. In Nordamerika hat man in den Schichten, die man der unteren Kreide, dem **Neokom,** zuzählt, schon viele Blätter dikotyler Pflanzen gefunden. Die Familien- oder gar Gattungszugehörigkeit ist bei vielen sehr strittig, da eben der Erhaltungszustand sehr schlecht ist, bei den Blattabdrücken ohne Früchte usw. aber nur von äußeren Ähnlichkeiten geschlossen werden kann. Bei uns erscheint die große Menge der Dikotyledonen in der mittleren Kreide **(Cenoman).** Neben einigen, ihrer Zugehörigkeit nach ganz unsicheren, z. T. dabei recht charakteristischen Resten wohl wieder ausgestorbener Pflanzen *(Credneria, Dewalquea* usw.), treten namentlich einige Familien blumenblattloser Pflanzen hervor, denen aber noch eine große Menge aus früheren Erdperioden stammender Familien beigemengt ist; die Farne, Nadelhölzer, *Cycadaceae* usw. spielen noch eine große Rolle. Unter den Nadelhölzern sind schon eine Reihe heute noch lebender Gattungen vorhanden, der Araukarien wurde schon oben S. 52 Erwähnung getan, auch die ihnen verwandte Gattung *Agathis* (Dammarafichte) war ebenfalls schon vorhanden, wichtiger aber sind die Taxodieen (vgl. oben S. 58), als deren Nachkommen die Mammutbäume (Fig. 45) Kaliforniens und die Sumpfzypressen *(Taxodium)* des östlichen Nordamerika und Ostasiens noch jetzt eigenartige und charakteristische Bestände bilden. Auch unsere Abieteengattungen, die Fichten, Tannen, Kiefern usw. sind schon zahlreich vorhanden und haben, namentlich die letzteren, schon den heutigen ähnliche Formenkreise ausgeglie-

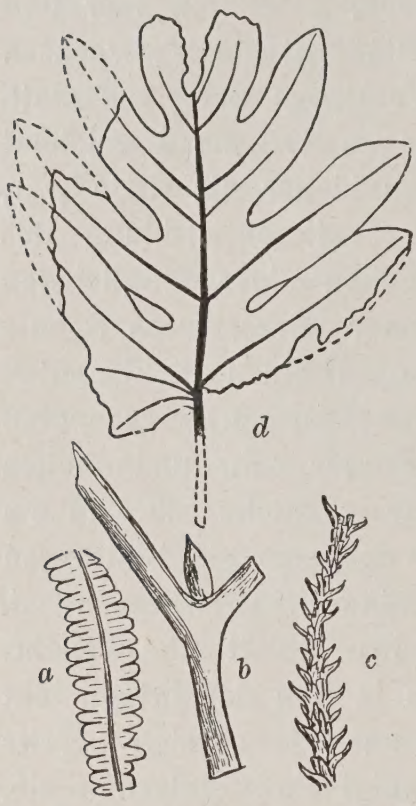


Fig. 45. Kreidepflanzen Grönlands. *a* u. *b* Gleichenia (noch jetzt lebende Farne mit Brutknospen [*b*]), *c* Mammutbaum, *d* Brotfruchtbaum. (Nach Gothan.)

dert. Seit der unteren Kreide werden die Kiefern häufiger, ihr Vordringen zeigt das der Abieteen überhaupt, die ja in der Juraperiode noch recht untergeordnet waren. Außer einigen jetzt noch vorhandenen Sektionen der Gattung *Pinus* (so *Strobus, Pinaster, Taeda* usw.) finden sich ausgestorbene Zwischenglieder und Gruppen. Im Senon Schwedens war schon eine zweinadlige, also unserer Waldkiefer verwandte Kiefer *(Pinus Nathorstii).*[65]

Wie im Jura zeigt sich auch jetzt eine Zunahme der Jahresringbildung, ein Fortschreiten derselben von Norden nach Süden. Die Flora unserer Breiten zeigt immer noch tropische Typen, aber sehr deutliche Zonenbildung, also Abkühlung, wie früher in höheren Breiten[66] (s. S. 59). In den Tropen sind die Nadelhölzer nach wie vor ohne Jahresringe. Cupressoideen (s. S. 58) fehlen gleichfalls nicht mehr.

Die ältesten zweisamenlappigen Pflanzen dürften Vertreter der Familie der Betulaceen, Fagaceen usw. gewesen sein, die im Bau ihrer Blütenstände noch sehr an die älteren Pflanzengruppen erinnern. Der Fruchtknoten ist bei den meisten nur durch schuppenartige Hochblattgebilde geschützt, und der rieselnde (nicht klebende) Blütenstaub wird wie der der Gymnospermen und wie die Sporen der niederen Pflanzen durch den Wind verbreitet. Die Windbestäubung erfordert eine so riesige Pollenproduktion (von Millionen von Pollenkörnern wird kaum eins wirksam), daß eine große Menge wertvollsten Stoffes ungenutzt verlorengeht. Die Weiden oder ihnen ähnliche Pflanzen, die noch die Form der Blütenstände beibehalten haben, dürften die ersten gewesen sein, die die Vergeudung des Pollens, der zur Sicherung der Befruchtung bei den Windblütigen ja die ganze Umgebung wie mit „Staub" bedecken muß, dadurch einschränkten, daß sie die Insekten zur Übertragung ihres Pollens benutzten. Eine einfache Einrichtung, die wir in den verschiedensten Formen im Pflanzenreiche immer wieder auftreten sehen, tritt an der Stelle auf, an der Insektenbesuch gewünscht wird oder verhindert werden soll, nämlich Drüsenbildung mit anlockenden süßen oder abstoßenden übelriechenden oder klebrigen Säften. Die Weiden veranlassen durch ihre Honigdrüsen im Blütenstande die fliegenden Insekten zum Besuche. Wenn auch von den Insekten außer dem Honig eine Menge von Pollen verbraucht (gefressen usw.) wird, bleibt doch die Ersparung gegenüber den

---

[65] Conwentz, Untersuchungen über fossile Hölzer Schwedens. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XXIV. (1892) Heft 13.

[66] Gothan, Jahrb. Preuß. Geolog. Landesanst. XXIX. 2. 233 ff.

Windblütigen sehr groß, und dabei ist die Sicherheit der Pollenübertragung größer.

Alle niedriger stehenden dikotylen Gruppen besitzen wie die Gymnospermen noch keine echten Blütenhüllen, bald aber werden zum ausgiebigen Schutz der Geschlechtsorgane, namentlich bei einzelnem Stande der Blüten mehrere Blattorgane sich um die Blüte gruppieren, um sie vor und zur Blütezeit vor Witterungsunbilden usw. zu schützen, es entsteht die Blütenhülle, das Perigon. Schon in den ältesten sicher dikotyle Pflanzen führenden Schichten hat man gewisse Blätter als Lauraceen (z. B. *Sassafras* in Nordamerika) angesprochen, also als eine schon ziemlich hoch organisierte Pflanze. Mit der allgemeinen Ausbildung der Blütenhülle wird diese sehr bald auch als Schauapparat fungiert haben, sie wird statt der grünen Farbe der Blätter lebhaft davon abstechende Farben angenommen haben, wodurch den Insekten die Blüte als Honig- oder Pollenquelle schon von weitem sichtbar wurde. Das Bild der Flora wurde dadurch ein ganz anderes; in allen bisherigen Erdperioden waren die Blüten, soweit überhaupt solche vorhanden waren, alle unansehnlich, bunt wird die Flora erst durch die Ausbildung ansehnlicher Blüten. (Gothan[67] nennt deshalb die Bedecktsamigen auch Blumenpflanzen.) — Mit der Vergrößerung und Sichtbarmachung der Perigonblätter werden diese selbst meist zart und dünn (Blumenblätter), an verschiedenen Stellen des Pflanzenreiches sehen wir deshalb einen zweiten äußeren Kreis der Blütenhülle als derbe Schutzblätter (als Kelch) sich ausbilden (sowohl bei Monokotyledonen als bei Dikotyledonen).

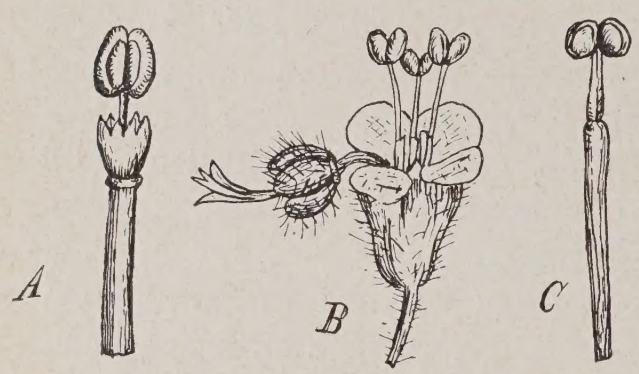


Fig. 46. Blüten von *Euphorbiaceae*. *A* Männliche Blüte von *Anthostema*; *B* Cyathium von *Euphorbia*; *C* Männliche Blüte von *Euphorbia*.
(Nach Baillon, Eichler, Pax.)

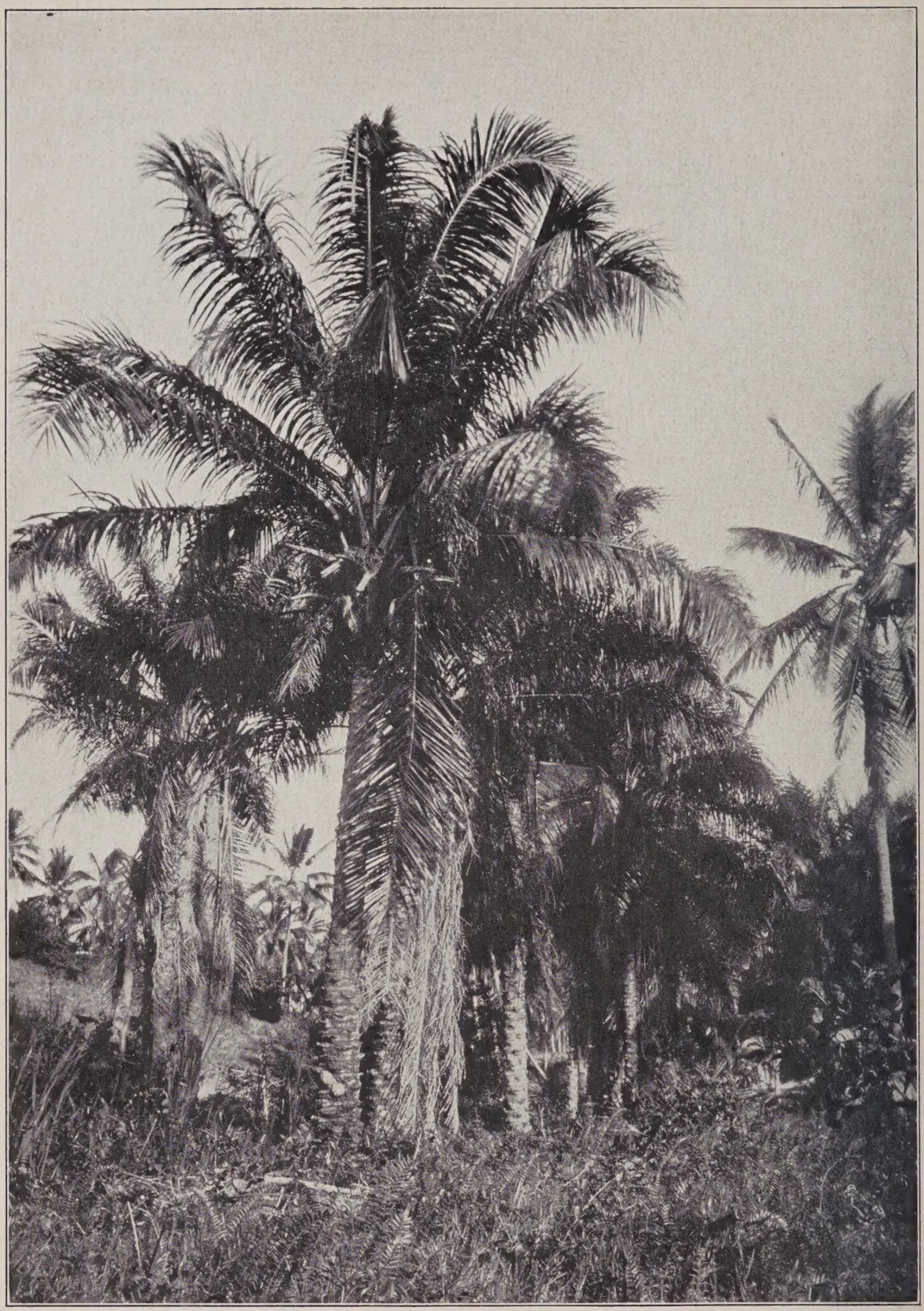
Ein weiterer bemerkenswerter Fortschritt ist erfolgt dadurch, daß aus den anfangs rein eingeschlechtlichen Blüten (resp. Blütenständen), Zwitterblüten mit männlichen und weiblichen Organen entstanden. Mehrfach im Pflanzenreich beobachten wir die Anordnung männlicher und weiblicher Blüten in unmittelbarer Nähe voneinander. Ist die Annäherung so stark, daß die genäherten Blüten gemeinsame Schutzapparate (Schutzblätter, Außenkelch usw.) besitzen, so wird für die

[67] Gothan, W., in C. W. Schmidt, Natur und Mensch II. 2. Teil. S. 233 (1926).

Borassus

Hyphaene

Palmen in Ost-Uluguru (Phot. Dr. Holz).



Ölpalmen (Elaeis Guineensis); Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem

einzelne Blüte die Blütenhülle entbehrlich und mehrfach schwindet sie ganz, so daß dadurch scheinbar zwitterige Blüten zustande kommen (z. B. *Gnetales, Zannichellia, Euphorbia* usw.). Namentlich die letztere Gattung gibt ein gutes Beispiel: die ganze Familie der Wolfsmilchgewächse besitzt nur eingeschlechtliche Blüten in verschiedener Verteilung, bei den der Gattung *Euphorbia* verwandten Gattungen sind die Blüten zu einem Blütenstande zusammengedrängt, die Perigonblätter werden überflüssig, verkümmern mehr und mehr, zunächst zu schuppenartigen Gebilden, und bei *Euphorbia* selbst verschwinden sie ganz, es bleibt z. B. von der männlichen Blüte nur noch der kurze Blütenstiel und davon abgegliedert ein Staubfaden übrig (Fig. 46). Da die Blüten dabei so gruppiert sind, daß je eine weibliche Blüte (Stiel und Fruchtknoten) von männlichen umgeben ist und diese Einzelgruppen des Blütenstandes von einer Schutzhülle großer Drüsenblätter umgeben ist, so braucht hier nur noch der letzte Rest des ja auch überflüssigen Stielchens der Einzelblüte zu schwinden, und nichts unterscheidet das Gebilde von einer zweigeschlechtlichen Blüte. Manche (namentlich italienische) Forscher glauben, daß die Zwitterblüten tatsächlich hier entstanden sind (Synancia). Ähnlich kann man sich bei anderen Familien (*Moraceae* usw.) die Umbildung eines zweigeschlechtlichen Blütenstandes in die zweigeschlechtliche Blüte erfolgt denken.

Neben Familien ohne oder mit sehr rudimentärer Blütenhülle (Eichenähnliche, *Artocarpus* [Brotfruchtbaum Fig. 45] usw.) treten wohl als erste sichere großblütige Pflanzen die Magnoliaceen, die Tulpenbäume, auf, deren Blätter (z. B. *Liriodendron*) und Früchte sich schon in der Kreide finden.

Die klimatischen Verhältnisse scheinen seit dem Jura keine sehr erhebliche Verschiebung erlitten zu haben, auch die Verteilung der Kontinente und Meere ist noch eine von der heutigen sehr abweichende geblieben. Sehr starke gebirgsbildende Kräfte haben sich in der Kreidezeit, wie überhaupt im ganzen Mesozoikum nicht bemerkbar gemacht. Aus den oben erwähnten Pflanzenformen geht hervor, daß die wärmeliebenden Elemente noch weit nach dem Norden vorstießen (tropische Farne, Brotfruchtbäume usw., Fig. 45), daß aber schon zahlreiche Typen der gemäßigten Klimate, so die genannten noch heute in Nordamerika (bzw. Ostasien) lebenden Gattungen (Mammutbäume *[Sequoia]*, Sumpfzypressen *[Taxodium]*, *Sassafras* usw.), sich ausbreiteten; beide Gruppen finden sich in der Kreide Grönlands.

Nachdem die Pflanzen bis zur Ausbildung großer sichtbarer Zwitter-

blüten mit einem weiteren Schutzblattkreis für die Blumenblätter fortgeschritten waren, differenzieren sich die Kreise der Blütenorgane stärker, während die alten Typen, Magnolien, die ihnen sicher nahe verwandten Nymphaeen usw., eine deutliche spiralige Anordnung der Blütenblätter (entsprechend der spiraligen Stellung der Laubblätter) erkennen lassen, dabei auch Übergangsbildungen zwischen den Blattkreisen (z. B. zwischen Kelch und Blumenblättern; Blumenblättern und Staubblättern) besitzen, werden die einzelnen Kreise immer strenger voneinander geschieden, ihre Blätter untereinander kreisförmig (statt spiralig) angeordnet, Kelch-, Blumen-, Staub- und Fruchtblätter sind deutlich geschieden ohne jede Übergangsbildung (z. B. schon bei den meisten Ranunculaceen). Ein weiterer Brutschutz kommt dann dadurch zustande, daß der Fruchtknoten während der Blütezeit in eine Höhlung eingesenkt bleibt, daß also nur der Griffel hervorrragt. Dies kann dadurch geschehen, daß die Blütenachse hohl wird (Kirschen, Pflaumen usw.) oder daß die Blütenblätter an ihrem Grunde verbunden bleiben *(Sympetalae)*; im ersteren Falle steht der Kelch natürlich über der Höhlung resp. Röhre, im zweiten unter ihr. Je länger die hohle Blütenachse bleibt (die verwachsenen Blumenblätter fallen oder schrumpfen ja fast stets nach der Blütezeit), desto ausgiebiger wird der Schutz sein, bei Kirschen und Pflaumen z. B. sehen wir die Achse bald nach der Blüte abfallen, bei der zur selben Familie *(Rosaceae)* gehörigen Rose bleibt die hohle Blütenachse aber bis zur Fruchtreife, wo sie die bekannte Hagebutte bildet, in der die Fruchtknoten völlig freistehen (ebenso *Calycanthus*). Einen vorteilhaften Schritt weiter bedeutet es dann, wenn der oder die Fruchtknoten nicht mehr frei in der hohlen Achse stehen, sondern, wie wir es bei der Gattung *Crataegus* (Rot- und Weißdorn), besonders bei einigen, auch in unseren Gärten verbreiteten amerikanischen Arten, in den verschiedensten Stadien beobachten können, mit der hohlen Achse verwachsen, so daß schließlich der echte unterständige Fruchtknoten das Endresultat ist (Apfel, Birne usw.). Zum weiteren Schutze der Geschlechtsorgane, Staubblätter, Narben, oder zur Sicherung der Bestäubung sehen wir weitere Höhlungen oder Röhrenbildungen sich bilden; entweder verlängert sich die hohle Blütenachse über den Fruchtknoten hinaus, wie es z. B. *Fuchsia* deutlich zeigt, oder auch bei den sympetalen Gruppen findet die Einsenkung des Fruchtknotens zu einem unterständigen statt. Entwicklungsgeschichtlich wäre also der oberständige Fruchtknoten und freie, voneinander ganz getrennte Blumenblätter das ursprünglichere, die verwachsenblumenblättrigen stellen einen weiteren Fortschritt dar. Bei beiden Gruppen findet

dann das Einsenken des Fruchtknotens und die Bildung eines unterständigen Fruchtknotens statt; die letzteren Gruppen, die als die geologisch (resp. phylogenetisch) jüngsten zu betrachten sind, zeigen heute die weiteste Entwicklung, die größten Formenkreise (vgl. Orchideen, Umbelliferen, Compositen). Daß so zweckmäßige Einrichtungen auch hier wieder unabhängig voneinander mehrmals im Pflanzenreiche auftreten, zeigt schon ein Vergleich der Dikotyledonen mit den gleich zu erwähnenden Monokotyledonen. Ebensolchen Fortschritt wie bei den bis jetzt genannten dikotylen Gruppen zeigen uns die monokotylen Liliifloren; wo bei den Liliaceen die Tulpen mit freien, die Hyazinthen usw. mit verbundenen Perigonblättern vorkommen, neben den Liliaceen mit oberständigem, haben wir die Amaryllidaceen (Schneeglöckchen mit freien, Narzisse usw. mit verbundenen Perigonblättern) und die Iridaceen, die Schwertliliengewächse, mit unterständigem Fruchtknoten.

Weiter wurde die Mannigfaltigkeit der Blütenpflanzen nun noch durch andere Dinge befördert, mit der Ausbildung der Blumenblätter begannen naturgemäß die zahllosen wechselseitigen Anpassungen zwischen Blumen und Insekten[68] und Hand in Hand damit gingen die Einrichtungen der Frucht resp. Samenverbreitung (durch Vögel, Wind, Klettorgane usw.). Zwei Typen sehen wir dabei nebeneinander her sich entwickeln, die große Einzelblüte mit (öfter vielen Staubblättern und) zahlreichen Samen in einem Fruchtknoten (Mohn, Tulpen, Lilien, *Hypericum*, Orchideen usw.) oder zahlreichen einsamigen Fruchtblättern (z. B. Anemone, Malven, Magnolien usw.), der zweite Typus zeigt die Zusammendrängung zahlreicher kleiner Blüten zu einem gemeinsamen Schauapparat, zu einem (oft blütenähnlichen) Blütenstande. Für die einzelne Blüte wird im letzteren Falle viel Material beim Aufbau gegenüber der großen Blüte erspart. Gemeinsamer und gegenseitiger Schutz vor der Blütezeit, kleine Blumenblätter und wenige Samen im Fruchtknoten sind das Endprodukt dieser Entwicklung. Je dichter der Blütenstand wird, desto blütenähnlicher wird er. Bei mehreren Familien verschiedener Gruppen sehen wir die Sichtbarmachung dichterer Blütenstände durch die Vergrößerung der Randblüten erhöht (Umbelliferen, *Hydrangea*, *Viburnum* usw.). Ganz dichte blütenähnliche Blütenstände zeigen uns schließlich u. a.

---

[68] Sprengel, C. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur, 1793; Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873; Kirchner, Beiträge Biologie der Blüten, 1890; Loew, Einführung in die Blütenbiologie, 1895; Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, 1898 ff.; Migula, Biologie, 1908.

die *Dipsacaceae* (*Scabiosa* usw.) und in höchster Ausbildung die *Compositae*, die Körbchenblütler, deren Blütenköpfe so blütenähnlich sind, daß sie (wie Kornblume, Sonnenblume, Kamille usw.) von den Laien als Einzelblüte angesprochen werden. Alle diese Gruppen, namentlich die letztgenannte Familie, zeigen eine sehr große Konstanz in Zahl und Form, während diese bei den älteren Gruppen sehr schwankend sind; je mehr Einrichtungen die Weiterentwicklung mit sich gebracht hat, desto konstanter werden die einzelnen Eigenschaften der Blüte. Nach unserer jetzigen Anschauung stellen deshalb die Kompositen auch die höchst entwickelte Gruppe des Pflanzenreiches dar (vgl. auch weiter unten).[69] Ebenso wie bei den großen Einzelblüten mit vielen einsamigen Fruchtknoten, finden wir auch bei diesen kleinen Blüten die Einrichtung, daß die einsamigen Fruchtknoten (Compositen, Dipsacaceen usw.) oder die einsamigen Fruchtblätter (Umbelliferen) nicht aufspringen, sondern den Samen (mit ihm abfallend) bis zur Keimung schützen, die Pflanze nutzt dadurch das für den Aufbau des Fruchtknotens verwandte Material nicht nur bis zur Samenreife (wie bei den aufspringenden Fruchtknoten), sondern die Fruchtknotenwand übernimmt zugleich die Funktion der Samenschale.

Wie weit bis zum Ende der Kreidezeit die Pflanzenwelt auf dieser Stufenleiter und in allen Einzelheiten bereits fortgeschritten war, entzieht sich bei dem zum größten Teil mangelhaften Erhaltungszustande der Fossilien und der damit verbundenen Unsicherheit in der Bestimmung der meist nur aus Blättern bestehenden Reste unserer Kenntnis. Indessen ist nach Gothan (briefl.)[70] auch geologisch zweifellos auf eine spätere Entwicklung der Sympetalen zu schließen. Gothan schreibt etwa folgendes: Aus der Kreide kennt man z. B. folgende Sympetalen: Oleander-*(Nerium-)*Arten vom Senon bis Pliozän, die *Ebenales* sind unsicher, Tubifloren usw. unbekannt. Dagegen soll *Viburnum* schon in der Dakotah-Group (Cenoman) und in der Kreide Grönlands vorkommen, es sind aber, die ältesten Reste wenigstens, nur Blätter, nach Schenk ist die Gattung im Senon-Eocaen sicher. Die Angaben von *Andromeda* und „Myrsinaceen" aus der Dakotah-Group sind mehr als unsicher: sicher dagegen sind

---

[69] Engler u. Prantl, Natürliche Pfanzenfamilien, besonders Nachtrag I; 2. Aufl. (in Fortsetzung); Engler, Syllabus. 10. Aufl. 1924.

[70] Vgl. auch Gothan, W., Pflanzenleben der Vorzeit. Jedermanns Bücherei. Hirt, Breslau 1926. S. 87 ff. — In C. W. Schmidt, Natur und Mensch II. Bd. 2. Teil. S. 233 ff.

die *Ericales* des Bernsteines. In der Potomac-Formation, die unserem Neocom gleichgesetzt wird und die ältesten Dikotylen enthält, finden sich keine Sympetalen, dagegen sind dort schon die mit freien und die ohne Blumenblätter zahlreich, wie auch sonst in der Kreide. Mögen sich also auch die Sympetalen verhältnismäßig bald nach den Gruppen mit freien Blumenblättern entwickelt haben, älter sind zweifellos letztere und von ihnen besonders *Ranales, Fagales* (vgl. Engler, Syllabus) usw.

In der nun folgenden **Tertiär**periode, mit der nach der wieder auf die tierischen Reste gegründeten geologischen Einteilung ein neuer, also der pflanzlichen Entwicklung wieder folgender Hauptabschnitt der geologischen Zeitrechnung, das **Kaenozoikum,** beginnt, läßt im Fortschritt der Pflanzenwelt, die in den wesentlichsten Zügen bereits vollendet ist, eine solche Einteilung nicht gerechtfertigt erscheinen. Die älteste Zeit des Tertiär, das **Eocaen,** schließt sich in seiner Flora unmittelbar der oberen Kreide an, das Klima hat gleichfalls noch keinen starken Wechsel erfahren, tropische Gewächse bewohnten noch unsere Breiten, besonders Palmen prägten der Physiognomie der Landschaft den Charakter auf. Mit ihnen treten hier zahlreiche andere Monokotyledonen auf, die bereits eine große Mannigfaltigkeit ihrer Formen aufweisen. Diese Klasse unserer Blütenpflanzen ist zweifellos aus den Dikotyledonen hervorgegangen, möglicherweise sind die Ranunculaceen resp. Nymphaeaceen einerseits und die *Alismataceae* usw. andererseits Teile der Bindeglieder, sie besitzen viele morphologische und auch biologische Ähnlichkeiten. Geologisch läßt sich die spätere Entwickelung der Monokotyledonen nicht mit absoluter Sicherheit schließen. Die Monokotyledonen haben es nicht zu der Vollkommenheit in der Entwicklungsform gebracht, wie die Dikotyledonen; wenn auch zahlreiche Zweckmäßigkeitseinrichtungen sich auch bei ihnen finden, aber bei keiner Familie eine solche Häufung wie bei den Compositen usw. Nichtsdestoweniger haben sie mehrere große, über die ganze Erde verbreitete und z. T. häufige, d. h. also im Daseinskampfe gut ausgestattete Gruppen hervorgebracht, wie die Gräser, die Sauergräser, die Reihe der Liliifloren, die Orchideen usw. (Bernstein s. unten unter Oligocaen).

Fig. 47. Ein Zimmet *(Cinnamomum)* aus dem Tertiär. (Nach Schenk.)

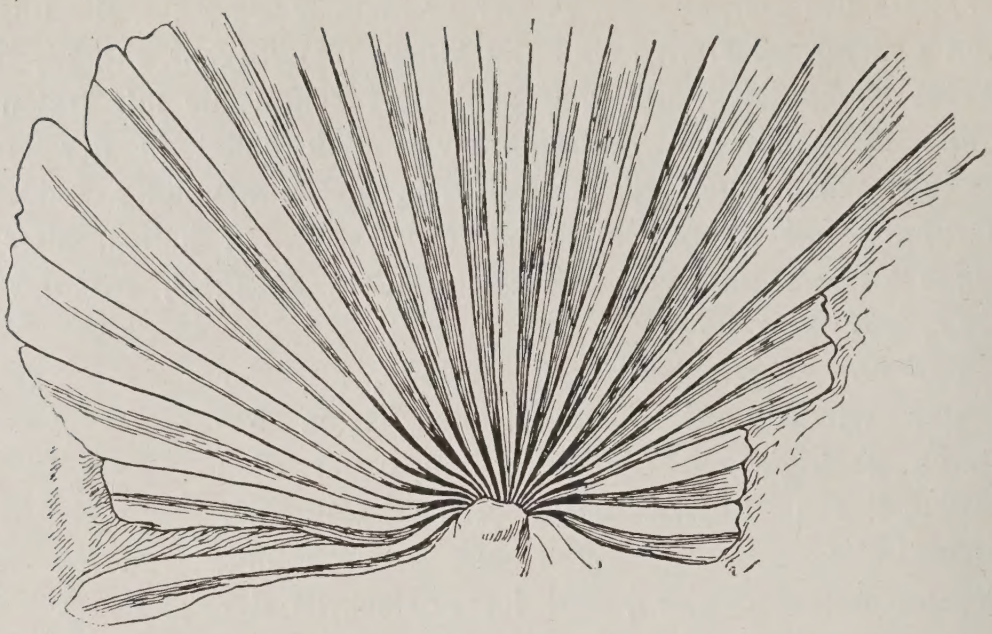


Fig. 48. Fächerpalme aus dem Oligocaen. (Nach Friedrich.)

Außerordentlich reich ist dann die Flora der nächsten Periode, des **Oligocaens,** die sich in den meisten Typen dem Eocaen anschließt, auch hier finden wir nach Palmen, Fächer- (Fig. 48) und Fiederpalmen in unseren Breiten, eine sehr lebhafte Vegetation muß damals geherrscht haben, die schon oben (S. 58) genannten *Sequoia* und *Taxodium* bildeten große Bestände und waren bis nach Grönland (Fig. 49) nördlich verbreitet, und wie die letzteren jetzt in Nordamerika noch große Sümpfe bilden, geschah dies auch bei uns. Die riesigen Braunkohlenlager verdanken zum großen Teile dieser Periode ihre Entstehung. Neben anderen Bewohnern wärmerer

Fig. 49. Tertiärpflanzen Grönlands. a Magnolienblatt, b, c Sumpfzypresse (*Taxodium*), d, e Mammutbaum (*Sequoia*), f Pappelblatt. (Nach Gothan.)

Klimate, wie z. B. baumförmigen Liliaceen (*Dracaena draco*, Drachenbaum), Lorbeergewächsen (zimtähnliche, Fig. 47) spielen schon Familien und Gattungen der jetzt in kühleren Gebieten lebenden Flora eine große Rolle, so außer den schon früher genannten Nadelhölzern (Kiefer, Fichte, Tanne usw.) auch Weiden, Pappeln, Betulaceen (Birken, Erlen, Haselnüsse, Hainbuchen), Fagaceen (Buchen, Eichen, Kastanien), *Juglandaceae* (Walnüsse), Platanen, *Acer* (Ahorn), *Vitis* (Wein) usw. usw. Damals fand sich schon die jetzt noch im nordwestlichen Europa durch den Gagelstrauch vertretene Familie der *Myricaceae*, deren Reste man früher fälschlich für die südhemisphärische Familie der *Proteaceae* zugehörig deutete und daraus falsche Schlüsse über die Pflanzenverbreitung zog (Fig. 50) (Unger, Ettinghausen usw.). — Die zuletzt erwähnten Pflanzengruppen kommen in Breiten vor, in denen heute die mittlere Jahrestemperatur zum Teil bis -20^0 sinkt, es war jene Flora zur Ausbildung gelangt, die Engler[71] als arktotertiäre (vgl. oben S. 62ff.) bezeichnet. Spitzbergen muß damals etwa ein Klima wie das jetzige Mitteldeutschlands, also eine Mitteltemperatur von $8–9^0$, Grönland etwa 10^0 gehabt haben. Besonderes Interesse bietet das Klima unserer Breiten (Norddeutschland war damals zum großen Teile Land) wie der gemäßigten überhaupt durch die eben genannte Mischung der tropischen und gemäßigten Elemente. Die S. 59 erwähnte Eigenart des Klimas, die Temperaturerniedrigung ohne tiefliegende Extreme, war hier wohl am stärksten ausgebildet, der Wachstumstillstand sehr ausgeprägt, denn die Jahresringe der Bäume sind in unseren Breiten schon fast so scharf wie jetzt bei uns.[72] Die wärmeliebenden Araucarieen (S. 52) finden sich in unseren Breiten im Tertiär nicht mehr, auf der südlichen Hemisphäre sind sie aber noch in 65^0 s. Br. in Schichten zu finden, die dem älteren Tertiär zugezählt werden.[73]

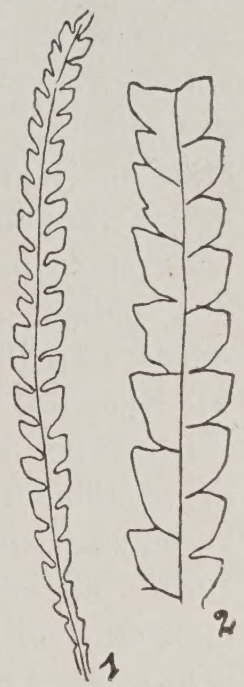


Fig. 50. 1. Lebende Myricacee (*Comptonia asplemifolia*). 2. Angebliche Proteacee aus dem Tertiär. (Nach Gothan.)

Wahrscheinlich gehören in diese Zeit auch die Ablagerungen, in

---

[71] Für dies und folgendes vgl. Engler, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, 1879, 1882.

[72] Gothan, Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. XXIX (1908) 2. 224.

[73] Dusén, Über die tertiäre Flora der Seymour-Insel. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolarexp. Nordensk. III. 3. (1908).

denen die Hauptmenge des Bernsteins[74] gefunden wird („blaue Erde" des ostpreußischen Unter-Oligocaens). Da der Bernstein aber in diese hineingeschwemmt ist, gehört er (nach Gothan[75]) einer älteren Periode an, wenigstens in das Eocaen (s. dasselbe S. 18). Kiefern und Fichten waren es wohl vorzugsweise, aus deren Stämmen das wertvolle Harz aus Verletzungen aller Art (Baumlöcher, Tierfraß usw.) hervorquoll. Conwentz gibt eine lebendige Schilderung der Vorgänge in einem Bernsteinwalde. Das Bernsteinharz erwies sich als ein vortreffliches Medium zur Erhaltung der kleinsten Einzelheiten der Pflanzen und Tiere; mit Bernstein getränktes Holz bewahrt seine anatomische Struktur, sogar Pilzmyzelien usw. blieben deutlich darin erkennbar; von der Harzmasse umflossene Blüten und Blattteile zeigen uns noch heute vortrefflich die ehemalige Gestalt. Durch das Studium der Bernsteinpflanzen haben wir daher eine Menge Aufschlüsse erhalten über sonst nicht erhalten gebliebene Pflanzen- und Tierteile.

Diese Periode läßt noch wie die vorhergehenden wenigstens für unser Klima eine große Gleichmäßigkeit und Milde erkennen; außer der etwa seit der Juraperiode beginnenden Abkühlung nach den Polen zu, die stärker geworden war, waren ziemlich gleichmäßige Verhältnisse erhalten geblieben. Die Pflanzenwelt scheint sich in allen wesentlichen Zügen ungestört entwickelt zu haben.

Das nun folgende **Miocaen** weist auch anfangs noch eine ähnliche floristische Zusammensetzung auf. Ölbäume, Lorbeergewächse (Fig. 47) usw. sind noch in unseren Breiten vorhanden, Palmen werden schnell seltener und (Fig. 48) sind bereits im nördlichen Europa verschwunden (im älteren Miocaen, z. B. in der niederrheinischen Braunkohle spielten sie noch eine wesentliche Rolle), im jüngeren Miocaen sind sie nur weiter südlich, etwa in der Gegend des heutigen Bodensees nachweisbar, von Cycadaceen kennt man hier die letzten Reste in Südeuropa (Norddeutschland war zumeist vom Meere bedeckt). Viele der damals verbreiteten Dicotyledonen (Gattungen und Sektionen) haben sich später (vgl. unten S. 73 ff.) zurückgezogen.

Immer mehr machen sich jetzt auf die Flora die Wirkungen der großen geologischen Störungen in der Tertiärperiode bemerkbar, die durch die in jener Zeit erfolgte Aufwölbung großer Gebirgszüge zum Ausdruck kamen. Schon im älteren Teile des Tertiär haben sich einige Hochgebirge, die Neuseelands und noch andere erhoben,

[74] Conwentz, Monographie der Baltischen Bernsteinbäume. Danzig 1890.
[75] Gothan, Pflanzenleben der Vorzeit. S. 95 f.

etwa in die Miocaenzeit dürfte die Entstehung der Alpenkette fallen, namentlich ihrer östlichen Teile, während die westlichen sich allmählich später anschließen. Jünger sind auch der Kaukasus und der Himalaya. Im Miocaen, und zwar anscheinend in dessen jüngeren Teilen, wurde auch die lange unterbrochene Landverbindung zwischen den Nord- und Südamerikanischen Kontinenten wieder hergestellt durch die Aufwölbung der Riesenfalte der Nord- und Südamerikanischen Anden. Durch tiergeographische Funde, die bei der Beweglichkeit dieser Lebewesen ja früher zu erwarten sind als pflanzliche Wanderungen, hat man diesen Zeitpunkt ziemlich genau festlegen können. Die großen Veränderungen der Oberfläche der Kontinente werden auch deren Grenzen gegen die Meere verändert haben.[76] Die Landverbindung um den Nordpol herum hat wahrscheinlich, vielleicht mit einer kleinen Unterbrechung zwischen Grönland und Europa, fortbestanden. Die Landmassen, die Indien mit Australien verbanden, wurden bei Celebes unterbrochen, die Malaiische Flora dadurch getrennt. Auch Madagaskar wurde damals von Afrika losgelöst. Wie bei den Amerikanischen Ländern haben auch bei der Feststellung des Zeitpunktes dieser geologischen Veränderungen die zoopalaeontologischen Funde mehr Anhalt gegeben als die botanischen.

Die Aufwölbung der großen Gebirge mußte auf die klimatischen Verhältnisse äußerst einschneidend wirken. Von den Meeren her wehende Winde wurden gezwungen, ihre Wasser an den Gebirgshängen niederzuschlagen; die hinter den Gebirgen liegenden Landmassen kamen in den Windschatten, wurden trocken. Dadurch wurden natürlich die Kontraste zwischen den feuchten maritimen Klimaten und den trocknen kontinentalen viel stärker ausgeprägt, und durch die Absperrung der feuchten Winde durch die Gebirge wurde manchen Gegenden das Wasser entzogen, große Gewässer trockneten aus, feuchte Landschaften wurden zu Steppen und Wüsten; so sind namentlich die großen Trockenflächen Nordamerikas, Zentralasiens (zum Teil) usw. zustande gekommen. Große klimatische Kontraste, wie sie vordem, als die Luftdruck- und Wärmedifferenzen usw. sich noch über weite Flächen ausgleichen konnten, nicht bestanden hatten, traten in den von neuen Gebirgen durchzogenen Erdteilen ein; die klimatischen Eigenarten einzelner Teile prägten sich in ähnlicher Weise aus, wie wir sie heute kennen. Das gab Gelegenheit zu einer reichen Differenzierung der Flora; nicht daß ganz neue Pflanzengruppen entstanden, sondern der Veränderlichkeit der vorhandenen Formen-

[76] Vgl. besonders Wegener, Die Verschiebung der Kontinente.

kreise (Familien, Gattungen und Arten) bot sich ein reiches Feld. Große Länderstriche müssen durch die klimatischen Veränderungen ihrer ehemaligen Pflanzendecke beraubt sein; durch die allmähliche Abkühlung der Erde von den Polen her waren, wie wir schon sahen, die wärmeliebenden Elemente der Flora allmählich äquatorwärts gedrängt worden, das verlassene Gebiet wird von Norden her von der als arkto-tertiär bezeichneten Flora (S. 62, 71) eingenommen.

Die Aufwölbung der jetzt vorhandenen Gebirgszüge hat in den wesentlichen Zügen eine der jetzigen ähnliche Verteilung von Wasser und Land hervorgebracht. Waren die Pflanzen nun von ihrer arktischen Heimat allmählich vom Pole abgewandert in niedrigere Breiten, so wurden sie dadurch und durch die zwischen den ihnen zusagenden Wohngebieten eingeschobenen Meere seitlich voneinander getrennt (vgl. unter „Schranken"). Jede solche Pflanzenwanderung, selbst wenn sie langsam in langen Perioden vor sich geht, bedingt den Verlust von Formen; nicht alle Pflanzen sind befähigt gleichmäßig mit fortzuwandern, ihre Samen immer weiter und weiter in die jetzt für sie geeigneten Gebiete gelangen zu lassen und dort den Kampf mit anderen Besiedlern des Bodens erfolgreich aufzunehmen. Die Gründe für das Aussterben der alten Pflanzentypen, die zur Zeit des Karbon die Erde beherrschten, sind uns nicht bekannt. Man hat mancherlei Theorien aufgestellt, die mehr oder weniger plausibel erscheinen: über den Kohlensäuregehalt der Luft (vgl. oben S. 39 ff.). Die Abnahme des Kohlensäuregehaltes der Luft hätte danach die Produktionseinschränkung gegeben, der gleichfalls dadurch bedingte Eintritt der Temperaturschwankungen die Ausbreitung der Blütenpflanzen usw. befördert. — Jedenfalls besteht die Tatsache, daß das zunächst allgemein tropische Klima allmählich anfing an den Polen kühler und kühler zu werden und die wärmeliebende Vegetation dadurch immer mehr den Tropen zugetrieben wurde; in den kühler gewordenen Teilen kamen, wie oben bei den einzelnen Erdperioden dargelegt ist, zunächst die nacktsamigen Gewächse, besonders die Nadelhölzer und dann die Bedecktsamigen zur Entwicklung, die beide dann ihre Wohngebiete allmählich in niedere Breiten ausdehnten. Eine ganze Reihe von Gattungen dieser arkto-tertiären Flora gelangten bei ihrer Südwanderung in alle gemäßigten Kontinente, so der Mammutbaum (*Sequoia*), die Sumpfzypresse (*Taxodium*), *Glyptostrobus*, Pappeln, Weiden, Erlen, Walnüsse (*Juglans*), Eichen, *Castanea*, Platanen, Wein (*Vitis*), Ahorn (*Acer*), *Liquidambar*, Wassernuß (*Trapa*), Leguminosen usw. usw., eine Flora, die sich damals in unseren Gegenden ausbreitete und in einer Anzahl von Vertretern im Miocaen noch bis

Grönland reichte. *Sequoia, Vitis* usw. beweisen es, daß dort also immer noch ein Klima geherrscht haben muß, welches wärmer ist als unser jetziges (vgl. S. 69ff.). Da nun, wie Nathorst nachwies, die Flora des mittleren Tertiär in Japan eine Pflanzenzusammensetzung aufwies, die darauf schließen läßt, daß damals dort das Klima kühler war als jetzt, hatte man schon vorher wegen des Vorkommens dieser wärmeliebenden Pflanzen in jetzt arktischen Gebieten[77] die Vermutung ausgesprochen, daß in jener Zeit der Nordpol eine andere Lage, und zwar eine mehr nach dem östlichen Asien zu, gehabt haben müsse; so wurde diese Lage für das nordöstliche Asien berechnet, und etwa in der Nähe der Lena-Mündung, also in der Nähe des jetzigen Kältepols der alten Welt (vgl. unten) angenommen. Als Ursache wurde meist (F. v. Richthofen u. a.) angenommen, daß die geringe alljährliche Abweichung der Erdachse, die im wesentlichen einen Kegel beschreibt, in jener Zeit durch Kombination mehrerer Abweichungen einen sehr hohen Grad erreicht hatte. Simroth[78] ist mit seiner Pendulationstheorie, der angeblichen Pendelbewegung der Erdachse, hervorgetreten, ist aber von den Physikern vielfach widerlegt worden.[79] Nimmt man eine solche Polverschiebung irgendwelcher Art als feststehend an, so werden damit natürlich durch die starken klimatischen Veränderungen der am stärksten in der geographischen Breite verschobenen Teile der Erde die Pflanzenwanderungen sehr vermehrt worden sein.

Ist als sicher anzunehmen, wie betont wurde, daß schon durch die allmählichen Verschiebungen, die langsame Abkühlung usw., eine Menge von Formen ausgestorben sein müssen, so wird das natürlich bei den großen klimatischen und geologischen Veränderungen des Tertiär und den weiten Wanderungen in sehr viel stärkerem Maße der Fall gewesen sein. Dabei tritt schon hier in der Flora ein bemerkenswerter Zug hervor, den wir noch jetzt in gleicher Weise beobachten, nämlich, daß im wesentlichen die alten Typen, also Pflanzenarten, die aus früheren Erdperioden bei diesem Aussterben ihrer Verwandten sich in die spätere Zeit hinübergerettet haben, nun Wohngebiete als isoliert stehende Pflanzenformen besiedeln halfen, hier eine außerordentlich geringe Veränderlichkeit zeigen, daß sie selbst bei getrennter Wanderung in verschiedene Kontinente sich nicht oder nur unwesentlich veränderten. Ganz oder nahezu unverändert sind

---

[77] Vgl. Neumayr, Erdgeschichte.

[78] Naturw. Wochenschr. XXIV (1909), Nr. 31, 48.

[79] Nölke, Deutsche Geogr. Blätter, 1909, Heft 3. Naturwiss. Wochenschr. XXIV (1909), Nr. 41.

Taxodium, Sequoia usw. ja noch heute erhalten. Diese geringe Veränderlichkeit, die dem züchtenden Gärtner sehr bekannt ist, dürfte auch die Ursache der Isolierung dieser alten Formen sein, sie sind nicht „plastisch"; wenn in den sich der Besiedelung öffnenden Gebieten nicht genau den früher bewohnten ähnliche Vegetationsbedingungen sich finden, vermag die in Gestalt von Samen dorthin gelangte Nachkommenschaft sich nicht zu erhalten oder anzupassen, sie geht zugrunde. Von der großen Zahl der vertriebenen Arten finden nur wenige solcher konstanten Typen geeignete Lebensbedingungen; sie leben daher dort ohne nähere Verwandte. Nur wenige Zweige alter Gruppen haben sich wenigstens bis zu einem gewissen Grade die Veränderlichkeit bewahrt (einige Familien der Farne; die *Pinaceae-Abietoideae* usw.).

Fig. 51. Arktische Kriechweide.

Ganz anders die „neuen" Typen, die Familien und Gattungen, die den in weiterer Ausbildung begriffenen Gruppen angehören, sie sind sehr „plastisch"; überall wohin sie gelangen, erzeugen sie eine Nachkommenschaft, deren Glieder in allen möglichen Merkmalen und Eigenschaften voneinander abweichen (vgl. unten Mutationen). Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß unter deren Nachkommen sich Formen finden, die mehr oder weniger von den Standorten ihrer Vorfahren abweichende Wohnplätze und Wohngebiete zu besiedeln imstande sind, die also, mit anderen Worten, bestimmte Anpassungen an diese veränderten Lebensbedingungen besitzen. Wenn also die Karbonflora schon den verschiedenen Feuchtigkeits-, Belichtungs- usw. Verhältnissen der sich bietenden Lokalitäten unter dem gleichmäßigen Klima sich anpaßte, treten hier noch die Anpassungen an die sehr abwechslungsreichen klimatischen Verschiedenheiten hinzu. Während die „alten" Typen an bestimmte Lagen und Klimate gebunden blieben, konnte eine plastische Gattung „neuer" Typen sowohl Bewohner trockener als solche feuchter Standorte, sie konnte Bäume der fruchtbaren Ebene, Sträucher oder Kräuter der unfruchtbaren Gelände, ja Zwergsträucher oder gar Zwergkräuter der kalten Lagen, der Arktis wie der Hochgebirge erzeugen (vgl. *Salix* [Fig. 51] *Betula* [Fig. 52] usw.).

Die von den Gebirgen selbst eingenommenen Flächen werden sich

ziemlich langsam besiedelt haben, nur ein verhältnismäßig geringer Bruchteil der früheren wärmeliebenden Flora erzeugte weniger empfindliche Formen (so entstanden vielleicht die wenigen alpinen Formen sonst fast rein tropischer Familien, *Gesneraceae*, *Gleicheniaceae* in Sibirien usw.); die Pflanzen der Ebene stiegen langsam oder sprungweise sich anpassend in den Gebirgen empor. Hier war durch die Isolierung der durch sprungweise Variationen resp. Mutation[80] entstandenen Formen in den einzelnen Tälern ein reiches Feld für die Artbildung gegeben. Durch die Isolierung war Fremdbestäubung durch verwandte Formen ausgeschlossen, daher konnten viele konstante Formen (vgl. unten) auf isolierten Kuppen, in den einzelnen Tälern usw. entstehen. — Auf den glatten Wanderstraßen von dem Pole her hatten sich die veränderten Formen gleichfalls verändert, im östlichen Asien, im westlichen und östlichen Nordamerika, wie in Europa, fanden sie annähernd ähnliche klimatische Verhältnisse. Während die alten Typen dabei völlig oder fast völlig gleich blieben, veränderten sich auf diesen Straßen die übrigen mehr oder weniger, sie nahmen einige bis viele abweichende Merkmale an, die den Bewohnern der einzelnen Florengebiete eigen blieben. Wir haben davon noch heute eine Anzahl nahe verwandter und doch stets bestimmt verschiedener Formen (Arten) in allen vier genannten Teilen der nördlichen Halbkugel (Ebereschen, Pappeln, Weiden usw.), noch viel mehr zwischen dem atlantischen und dem pazifischen Nordamerika oder dem östlichen Asien. Es entstanden die „vikariierenden" Arten in diesen Gebieten. So leben z. B. jetzt noch im östlichen und westlichen Nordamerika u. a. aus folgenden Gattungen nahe, oft sehr nahe verwandte, aber doch stets durch bestimmte konstante Merkmale verschiedene Arten: *Calycanthus*, *Amelanchier*, *Cercis*, *Ptelea*, *Rhus*, *Staphylea*, *Acer* (*Negundo*-Gruppe usw.), *Rhododendron*, *Styrax*.

Fig. 52. Zwergbirke (*Betula nana*).

Die durch die Aufwölbung der großen Gebirgszüge entstandenen großen Trockengebiete, die für die eindringende arkto-tertiäre Flora unbewohnbar waren, verhielten sich ebenso wie die Meere als Trennungsgebiete, so namentlich die großen Steppen in Nordamerika, Zentralasien usw. Ihre Besiedelung geschah ähnlich wie die der Gebirge durch langsam an die eigenartigen Lebensbedingungen der

[80] Vgl. De Vries, Die Mutationstheorie I, 1901. II, 1903.

Steppe und Wüste sich anpassende veränderungsfähige neue Formenkreise. In jener Zeit mögen die ersten Vertreter der eigentümlichen Familie der Kakteen[81] aus der verwandten Familie der Aizoaceen entstanden sein, denn trotz den doch sicher leicht sich erhaltenden Stacheln dieser Familie kennt man keine fossilen Reste aus älteren Schichten. Sie bietet uns noch heute ein Beispiel einer Familie mit großer Veränderlichkeit und dauernder Weiterbildung, bei der nicht nur die Arten schlecht geschieden sind, sondern auch noch vielfach die Zwischenglieder zwischen den Gattungen erhalten geblieben sind. Bis auf wenige baumbewohnende sehr abweichend gestaltete *Rhipsalis*-Arten (sicher später eingewandert) in Afrika und Süd-Asien ist die Familie nur in Amerika heimisch. — Die zahlreichen Zwiebel- und Knollengewächse der verschiedenen Familien, wie wir sie heute in den Steppengebieten z. T. bei isoliertstehenden Gruppen finden, werden auch zum großen Teile jener Zeit ihre Entstehung verdanken.

Waren die Gebirgszüge in den gemäßigten Klimaten Trennungslinien zwischen den Floren, die sich an ihren Seiten ausbildeten, so bedeuten sie, soweit sie in die Tropen hineinragen oder gar wie die Amerikanischen Anden durch sie hindurchziehen, wichtige Wanderstraßen für die Gruppen kühlerer Klimate. Wie in den Ebenen in den gemäßigten Zonen sind Vertreter der alten Typen in ihren kühlen Höhen, ohne sich wesentlich zu verändern, entlang gezogen (z. B. *Taxus* in Amerika und Asien), die fortbildungsfähigen Formenkreise paßten sich mannigfach an und bildeten neue Gattungen und Arten, z. T. in großer Zahl, so wanderten die Berberitzen, die Johannisbeeren *(Ribes)*, die Eichen, *Hydrangea* und viele andere aus Nordamerika über die neue Landbrücke nach Südamerika und erzeugten dort z. T. recht eigenartige neue Formen. Einigen von ihnen gelang es dort in der neuen Heimat ein Verbreitungszentrum zu gewinnen. Am besten zeigt dies wohl die auf der ganzen nördlichen Halbkugel verbreitete Familie der Baldriangewächse *(Valerianaceae)*,[82] die in den Südamerikanischen Anden einen ganz ungeheuren Formenschwarm, Pflanzen von der allerverschiedensten Tracht ausgebildet hat. (Näheres vgl. unten S. 120, Fig 65 und das südamerikanisch-andine Gebiet.)

Die so in der Miocaenzeit eingeleiteten großen Wanderungen setzen sich in dem nun folgenden **Pliocaen** fort. Die klimatischen Differenzen haben sich allmählich weiter verstärkt, bei uns waren die klimatischen

---

[81] Schumann, K., Gesamtbeschreibung der Cacteen. Neudamm. 2. Aufl. 1903, u. Sitzb. Akad. Wiss. Berlin 1899, mit 2 Taf.

[82] Vgl. Graebner, in Englers Jahrb. XXXVII. 464 ff. (1906).

Verhältnisse den jetzt herrschenden wohl im wesentlichen ähnlich, nur die Winter waren anscheinend etwas milder; die Abkühlung am Nordpol war bereits recht erheblich. Die Flora Europas (Norddeutschland ragte wieder aus dem Meere heraus) war noch in vielen Zügen der Amerikas und auch Ostasiens ähnlich, neben *Liquidambar*, *Taxodium*, amerikanischen Walnußbäumen *(Carya)* usw. waren die Weymouthskiefer *(Pinus strobus)* und andere hier noch heimisch. Mit ihnen eine ganze Reihe noch heute bei uns und in südlichen Teilen Europas oder in Vorderasien heimischen Gattungen (vgl. weiter unten); von noch jetzt hier lebenden Gruppen seien Erlen, Hasel, Rotbuchen, Bergahorn, Pappeln (Silber-, Zitterpappel) u. a. genannt. Gothan[83] hebt mit Recht hervor, daß es bei der allmählichen Änderung des Klimas befremdend erscheinen mußte, daß manche Coniferen, so *Taxodium* und *Sequoia* vom Oligocaen oder gar Eocaen bis zum Pliocaen bei uns ausharrten, obwohl die Pflanzenwelt eine ständig fortschreitende, sich im Pliocaen schließlich dem heutigen Klima etwa angleichende Temperatursenkung erkennen läßt. Doch muß man hierbei bedenken, daß bis zum Pliocaen derartige katastrophale Eingriffe in die Existenzbedingungen, wie sie später die Eiszeit mit sich brachte, fehlten. Auch heute müssen wir die Widerstandsfähigkeit mancher derartiger Gewächse bewundern. *Taxodium* kommt von Mexiko über Florida bis nach Virginien vor, also fast von den Tropen bis zu den kühleren Gebieten, und auch bei uns vermögen wir sie zu kultivieren. Der *Ginkgo*baum ist auch recht widerstandsfähig. — Beide bringen bei uns reichlich Blüten und Früchte. — Bei der Beurteilung der natürlichen Verbreitung der Gewächse ist die Frage, ob die Verhältnisse des Klimas und der Böden einer Pflanze die Einwanderung gestatten, sehr wohl zu unterscheiden von der anderen, ob sie in einem Gebiete, wo sie seit alters heimisch ist, in ihrer Existenz bedroht wird. (!) In das südlichere Europa hat sich schon die wärmeliebende Flora des heutigen Mittelmeergebietes zurückgezogen (Myrte, Lorbeer, Wein, Oleander, Maulbeere, Granatapfel usw. waren schon damals vorhanden; auch Palmen sind erst in Oberitalien nachweisbar, wo sie (allerdings nur angepflanzt) noch jetzt zu finden sind (*Chamaerops humilis* kam früher noch an der französischen Riviera vor).

Gegen Ende des Tertiär müssen eine Reihe von Gattungen, die heute in Europa nur eine sehr disjunkte Verbreitung zeigen, ihre Formen entwickelt haben,[84] so *Ramondia* und *Haberlea* (jetzt Balkan-

[83] Gothan, W., Pflanzenleben der Vorzeit. In Jedermanns Bücherei. Breslau, Ferd. Hirt. 1926. S. 102 f.

[84] Engler in Wissensch. Ergebnisse Intern. Bot. Kongreß. Wien 1905. 37.

gebirge und Pyrenäen), *Dioscorea* (Kaukasus und Pyrenäen); in sehr von den heutigen abweichenden mehr- bis vielgestaltigen Formenkreisen lebten in den Alpen z. B. Steinbrech *(Saxifraga)* Glockenblumen *(Campanula)*, Primeln, *Androsaces*, Ehrenpreis *(Veronica)*, *Rhododendron* usw.

Der letzte schwere Eingriff in die ungestörte Entwicklung der Pflanzenwelt geschah nun durch das Einsetzen der großen **Eiszeit** (Glazial-Periode), die aus mehreren Zeiten starker Vereisung der nördlichen gemäßigten Zone gebildet wird, zwischen denen ein oder mehrere wärmere Zeiträume **(Interglazial)** liegen. Wodurch diese Eiszeiten veranlaßt wurden, wie lange sie her sind usw., sind gleichfalls sehr strittige Punkte. Verschiedene Theorien sind darüber aufgestellt worden, neben der auch hier herangezogenen Abnahme des Kohlensäuregehaltes (S. 39, 74) ist besonders die Schwankung der Exzentrizität der Erdbahn als Ursache angenommen. Infolge des stetigen Fortschreitens des Frühlingspunktes an der Erdbahn werden im Laufe langer Zeiträume die Sommer- und Winterstellung der beiden Pole wechseln, während jetzt die nördliche Halbkugel Winter in Sonnennähe, die südliche ihn in Sonnenferne hat, wird dies Verhältnis allmählich verschoben und schließlich umgekehrt. Da die Fluggeschwindigkeit naturgemäß in Sonnennähe größer ist, ist die in jene Zeit fallende Jahreszeit kürzer. Sommer in Sonnennähe bedeutet also, da das Licht und damit die Wärmewirkung im Quadrat der Entfernung abnehmen, einen kürzeren heißen Sommer, Winter in Sonnenferne einen längeren sehr kalten Winter. Das bedeutet für die betreffende Halbkugel eine stärkere Vereisung, eine Vergrößerung der Eiskappe an dem betreffenden Pol, die jetzt z. B. um den Südpol erheblich größer ist. Fällt diese Stellung mit einer starken Exzentrizität der elliptischen Erdbahn zusammen, die sich in ihrer Form jetzt sehr dem Kreise nähert, so muß die Vereisung des betreffenden Pols eine sehr starke sein, die lange winterliche Abkühlung muß sehr die kurze sommerliche Erwärmung überwiegen (Richthofen, Vorlesungen [85]).

In Europa und sicher auch im nördlichen Asien waren große Flächen mit Gletschereis bedeckt, die skandinavischen Gletscher reichten bis weit nach Deutschland hinein, und auch die Mittelgebirge und die Alpen waren stark vergletschert. Wenn auch das Eis nicht als kontinuierliche Schicht sich ausbreitete, muß doch die Flora an

[85] Vgl. auch Gregory, J. W., Climatic variations, their extend and causes. Smithsonian Report f. 1908. 539 ff.

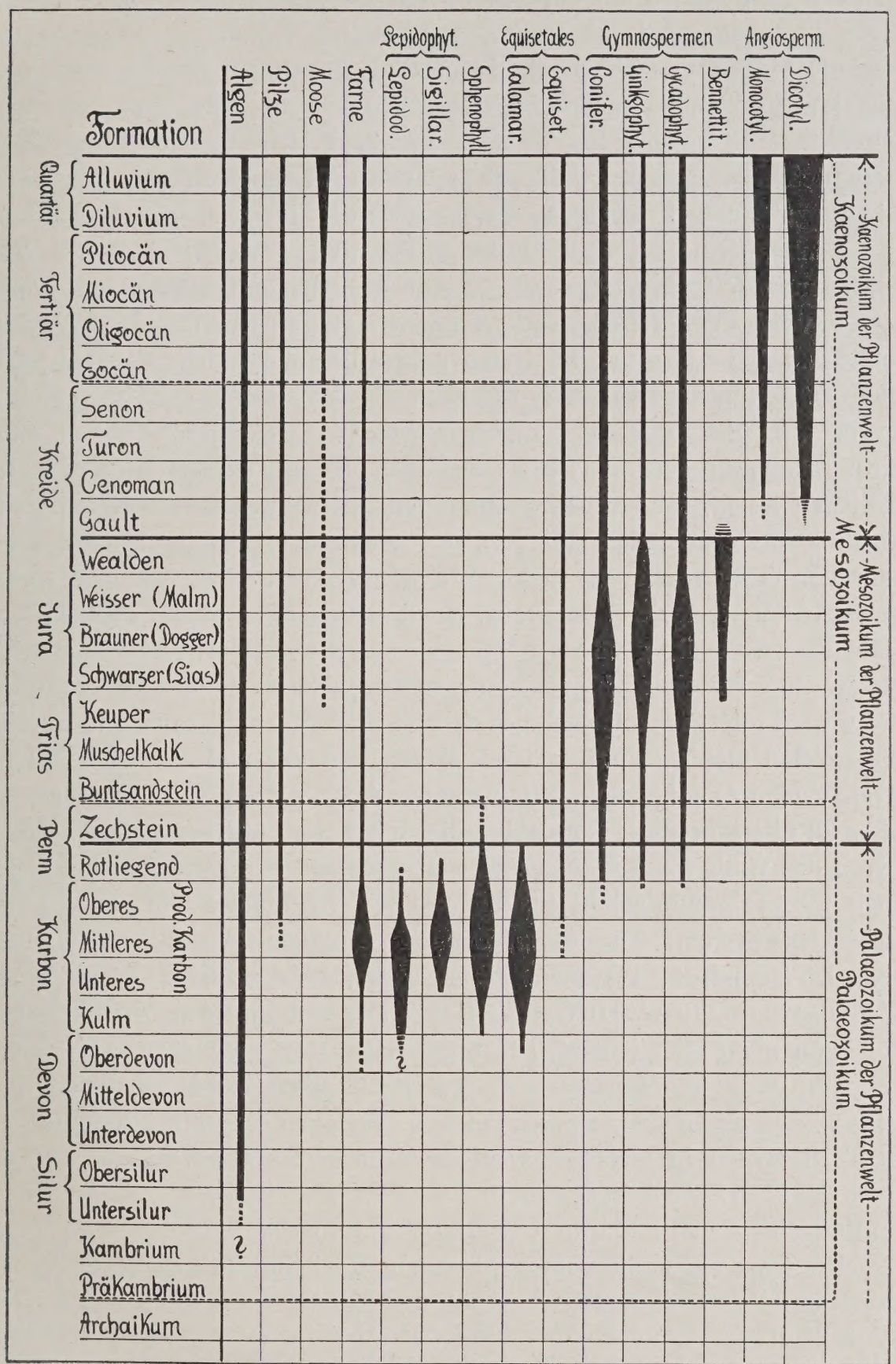


Fig. 53. Graphische Darstellung des Auftretens und Verschwindens der wichtigsten Pflanzengruppen. (Nach Gothan.)

den eisfreien Stellen und an den eisfreien Gebirgshängen und -kuppen eine durchaus arktische gewesen sein. Im Anfange der **Diluvialperiode** finden wir zunächst eine Reihe alttertiärer Typen noch bei uns im nördlichen Europa, so *Taxodium* u. a. Aus der frühesten Übergangszeit zwischen Tertiär und Quartär ist eine Fundstätte beschrieben worden, und zwar von Tegelen in der Provinz Limburg;[86] neben riesigen Tertiärtieren fanden sich z. B. außer der Tanne, dem Rizinus und der Wassernuß *(Trapa)* eine Walnuß, Pimpernuß *(Staphylea)* usw. — Aus Deutschland sind dann noch einige vor- oder frühdiluviale Schichten beschrieben, in einer der letzteren[87] bei Lüneburg fand sich namentlich massenhaft die der jetzt in Bosnien und Serbien noch lebenden *Picea omorika* nahe verwandte *P. omorikoides*. Auf der ganzen nördlichen Halbkugel wurden alle diese größeren tertiären Pflanzen nach Süden zurückgedrängt. Im östlichen Asien, im westlichen und östlichen Nordamerika boten sich ihnen keine erheblichen Hindernisse, wenn auch natürlich eine Anzahl von Typen wie bei jeder Wanderung verloren gegangen sind, gelangten Vertreter der Mehrzahl der Formenkreise in die südlicheren Gebiete. Durch die großen Steppen des mittleren Nordamerika, sowie die weiten Trockengebiete Zentralasiens waren große Hindernisse für die arktotertiäre Flora gegeben (vgl. S. 71), ebenso bei uns durch die großen Gebirgsquerriegel der Alpen und der anderen ostwestlich streichenden Gebirgszüge. Nur wenigen Arten gelang es diese Hindernisse zu überschreiten; namentlich die Gehölzflora erlitt große Einbußen durch das völlige Aussterben vieler Gruppen. In Nordamerika sind z. B. auch jetzt folgende schon aus dem Miocaen bekannte Gattungen von Gehölzen erhalten: *Taxodium, Sequoia,* Pappeln, Walnüsse, Magnolien, *Liriodendron,* Platanen, *Rhus, Vitis,* Linden, Efeu, *Sassafras, Menispermaceae* usw.[88] In Ostasien sind aus dem Miocaen von Sachalin u. a. von noch jetzt lebenden Gattungen bekannt geworden:[89] *Ginkgo,* Pappeln, Weiden, Weißbuchen, Haseln, Birken, *Castanea,* Rüstern, *Cinnamomum,* Linden, *Viburnum* usw. Wegen des großen Reichtums an Tertiärtypen in Ostasien wird die Tertiär-Flora jetzt auch häufig als ostasiatische bezeichnet.

Mindestens eine wärmere Periode unterbrach, wie bemerkt, die Eiszeit; soweit es die orographischen Verhältnisse usw. zuließen,

---

[86] E. Dubois in Versl. Akad. Wet. Amsterdam. Af. d. Naturk. 24. Sept. 1904, 243 ff.

[87] Müller u. Weber in Abh. Preuß. Geol. Landesanst. 1904, Heft 40.

[88] Genaueres über alle diese Dinge vgl. Engler, Versuch einer Entwicklungsgesch. S. 5 ff.

[89] Engler a. a. O. S. 17 ff.

wanderten die wärmeliebenden Elemente wieder nordwärts. Soweit die tertiären Formen nördlich der Alpen oder in ihnen nicht ausgestorben waren, breiteten sie sich wieder aus, einige heute nicht mehr[90] bekannte oder viel weiter zurückgedrängte Formen treten wieder auf. Aus den Funden von Steppentieren wurde sogar auf das Vorhandensein eines Steppenklimas geschlossen (Nehring). In den Hauptzügen waren die interglazialen Pflanzenformationen den unsrigen sehr ähnlich, aber z. B. die jetzt noch in allen andern Kontinenten (außer Europa) lebende Gattung der Seerosengewächse *Brasenia* lebte damals sogar noch in Norddeutschland.[91] Mit einer Anzahl noch jetzt bei uns lebender Bäume usw. wurden noch Platanen und eine Walnuß (Honerdingen in der Lüneburger Heide) gefunden, von Kräutern ist das jetzt noch in Nordamerika lebende Sauergras *Dulichium*[92] (mehrfach in Süd-Jütland und bei Lauenburg) das bemerkenswerteste. Auch andere wärmeliebende Pflanzengemeinschaften hat man als interglazialen Ursprungs angesprochen, so z. B. die reiche Flora von Höttingen bei Innsbruck,[93] in dem u. a. das jetzt nur viel weiter östlich im westlichen Asien verbreitete *Rhododendron Ponticum* sich fand, mit heute z. T. nicht mehr lebenden Arten der noch jetzt alpinen Gattungen *Taxus, Rhamnus, Adenostyles, Tussilago*; ähnliche Floren fand man auch an anderen Stellen der Alpen (Sordelli, Amsler) dort beobachtete man u. a. noch die Omorika-Fichte, *Pinus peuce,* drei orientalische Ahorne usw., mit ihnen auch Arten, die selbst oder deren nahe Verwandte noch heute in der Nähe wachsen. Ähnliche Florenveränderungen finden wir in den übrigen mitteleuropäischen Gebirgen in

[90] Saporta, Tableau de la classification des étages tertiaires et quaternaires in Matér. hist. prim. homme. Toulouse 1880. — O. Heer, Urwelt der Schweiz 1865, usw. — Fliche, Flore des tufs quarternaires de Ressern in Bull. Soc. sc. Nancy. 1878.

[91] Nehring, Tundren und Steppen 1890. Mehrere Arbeiten über das interglaziale Moor bei Klinge, dazu auch Weber (z. B. Engl. Jahrb. XVII Beibl. 40 1893). — Keilhack, Über ein interglaziales Torfmoor im Diluvium von Lauenburg a. E. in Geol. Landesanst. Berlin 1885. — Credner, Die geologische Stellung der Klinger-Schichten in Ber. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss. 1892. — Weber, C. A., Die Vegetation des Moores von Augstumal in Mitt. Ver. Förd. Moorkult. Deutsch. Reich XII (1894). — Über die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. Zur Kritik interglazialer Pflanzenablagerungen in Abh. Naturw. Ver. Bremen XIII (1896). — Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstumal. Berlin 1902. — Weitere Literatur s. bei Engler in Wiss. Beitr. Ged. 100 jähr. Wiederk. A. v. Humboldts Reise, 216 ff.

[92] Hartz in Meddel. Dansk geol. Foren. X. Kopenh. 1904; in Engl. Jahrb. XXXVI (1905) 78.

[93] Wettstein, R. von, Die fossile Flora der Höttinger Breccie, in Denksch. Akad. Wiss. Wien LIX (1892).

der Glazialperiode.[94] Eine anschauliche Schilderung des Verlaufs des Klimas und der Pflanzenwanderung in den österreichischen Alpen gab G. Beck.[95] Über die Flora von Polen berichtet Szafer;[96] die Pflanzengesellschaft entsprach etwa der jetzigen Norddeutschlands.

Einige Forscher[97] wollen das Vorkommen der wärmeliebenden Elemente innerhalb der glazialen Ablagerungen durch lokale Vorkommnisse erklären. Ähnlich wie heute am Mount Elias in Alaska auf den Moränen des großen Malaspina-Gletschers Urwälder von *Picea Sitchensis* vorkommen, hätten auch damals die Waldbäume bei uns in der Nähe der Gletscherzungen wachsen können. Schon Nathorst wies aber darauf hin, daß der doch höchstens einige 100 qkm große amerikanische Gletscher gegen den Nordwind geschützt ist und daß dort feuchte Seewinde herrschen, die ihm verhältnismäßig wenig Einfluß auf die Nachbarschaft gestatten. Weber[98] tritt in seiner vortrefflichen Arbeit über „Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflands seit der Tertiärzeit" den Monoglazialisten entgegen. Die Mächtigkeit der Torfmoore läßt darauf schließen, daß die wärmere Periode mehrere tausend Jahre gedauert hat. Die starke Eisbedeckung des ganzen nördlichen Europa muß dort eine sehr starke Abkühlung hervorgebracht haben, es muß dort ein großes atmosphärisches Maximum geherrscht haben. Penck[99] kommt zu demselben Schlusse und vergleicht die jetzt in der Antarktis herrschenden Verhältnisse damit; dort herrschen von der vereisten Polkappe her konstante Winde (Antizyklone), deren Wirkung den trefflichen Shackleton kurz vor dem Südpol zur Umkehr zwangen. Die Shackleton entgegenwehenden Winde waren zirka -70^0 kalt. In Deutschland werden zur Eiszeit nördliche und östliche Winde geherrscht haben, die

---

[94] Nathorst, Üb. gegenw. Standp., Kenntn., Vork. foss. Glazialpfl. in Bih. Akad. Handl. XVIII. 3 Afd. Nr. 5. — Staub, Die Flora der Eiszeit in Ungarn. Földtani Közlöny. Budapest 1891. — Potonié, Pflanzenpalaeontologie. — Weber, C. A., Versuch e. Überblicks Veget. Diluv.-Zeit; Allg. verst. Abh. Heft 22; Naturw. Wochenschr. 1899. — Pax, F., Beitr. foss. Fl. Karpathen in Engl. Bot. Jahrb. XXXVIII. 272 ff.

[95] Beck, G. von, Veget. letzt. Interglazialper. Österr. Alpen in Lotos LVI H. 3, 4 mit 2 Karten.

[96] Szafer, W., Über den Charakter der Flora und des Klimas der letzten Interglazialzeit bei Grodno in Polen. Bull. Acad. Polon. sc. et lettres Classe sc. Math. d. Nat. B. Sc. Nat. 1925. S. 277.

[97] Holst, Kvartär Studier in Geol. Fören. Förh. no. 229, Heft 5, Stockh. 1905. 433. — Geinitz, Die Einheitlichkeit der quartären Eiszeit, in Neues Jahrb. Mineral. XVI u. a. a. O. (1902) Beil.: Wesen und Ursache der Eiszeit in Arch. Ver. Fr. Nat. Meckl. LIX (1905).

[98] Wissensch. Ergebnisse, Intern. Bot. Kongr. Wien 1905. 98 ff. (1906).

[99] Die Entwicklung Europas seit der Tertiärzeit. Ebendort 11 ff.

natürlich, da sie aus den kalten Gebieten in die wärmeren strömten, sehr trocken waren. Es wird ein steppenartiges, aber im allgemeinen kaltes Klima geherrscht haben. Die Anwesenheit echter Steppenpflanzen ist, wohl wegen der Kälte, nicht wahrscheinlich, jedenfalls sind sie nicht nachgewiesen. Nach Weber mögen sich vielleicht die Kiefer und die Fichte bis in die Nähe des Eisrandes erhalten haben, da sie ja noch jetzt bis zur Baumgrenze vordringen; nachgewiesen sind sie aber nicht[100]; man hat in keinem der glazialen Moore, in denen *Dryas* und andere Glazialpflanzen sich finden, auch nur Pollen dieser Bäume gefunden, ein Beweis dafür, daß sie auf viele Kilometer Entfernung nicht vorkamen. Dies beweist zugleich, daß mit den jetzigen Verhältnissen in Alaska keine Ähnlichkeit bestand. Eiche, Erle, Linde usw. fehlten damals selbstverständlich. Die kalten und trockenen Winde bedingen ja nach Schimper das baumfeindliche Klima. In ihrem Bereiche ist ein erheblicher Gehölzwuchs nicht möglich; sie bedingen im wesentlichen die Höhen- und die Polargrenzen. — Penck legt in diese Zeit die Entstehung der großen Lößfelder Europas.

Die Baumgrenze muß zur Zeit stärkerer Vereisung recht niedrig gelegen haben, worauf schon Nathorst hinweist. Die Schneegrenze berechnet Penck (a. a. O.) im westlichen Deutschland auf etwa 800 m, im Osten auf kaum 1200 m, in Mittel- und Nordfrankreich auf kaum 600 m, im südlichen Zentralplateau auf etwa 1000 m. In diesen Gebieten kann kaum Baumwuchs geherrscht haben. In der Tatra dürfte die Schneegrenze auf zirka 1500 m, ähnlich am Ostabfall der Alpen, in den östlichen Karpathen auf etwa 1800 m gestiegen sein, der Ural war kaum noch vergletschert. Das östliche Europa war durch das Eis vom Ozean abgesperrt. — Im Mittelmeergebiete wird die Schneegrenze gleichfalls tief gelegen haben, stellenweise mag sie auf 1200 m gesunken sein, da die regenreichen Westwinde z. T. durch die kalten Nordwinde beeinflußt wurden.

In der oder den Interglazialzeiten ist die Waldgrenze stark gestiegen; zwischen der Riß- und der Würmeiszeit waren die Alpen hoch hinauf bewaldet, damals waren auch die Wälder in Deutschland stark entwickelt, von einer Waldbildung in Skandinavien ist dagegen nichts bekannt.

Andersson[101] weist darauf hin, daß die klimatischen Verhältnisse

---

[100] Nathorst in Engl. Bot. Jahrb. XIII (1901) 59; Weber a. a. O.; Neuweiler, Beiträge zur Kenntnis Schweiz. Torfmoore in Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich XLVI (1901).

[101] Andersson, Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen

auch zur Zeit der stärksten Vereisung sich nicht mit denen, wie sie jetzt im arktischen Gebiet herrschen, gedeckt haben können, wegen des höheren Sonnenstandes im Sommer in den niedrigeren geographischen Breiten, die eine stärkere Erwärmung bringt. Während der Dryas-Periode (Tundrazeit) fanden sich z. B. in unseren Gewässern Arten von Laichkräutern *(Potamogeton)*, Tausendblatt *(Myriophyllum)*, Armleuchtergewächsen *(Chara)* usw., die jetzt im arktischen Gebiete fehlen.

Jedes erneute Vorrücken des Eises vom Norden brachte aber einen weiteren Eingriff in die ruhige Fortentwicklung der Flora. Wieder wurden die Pflanzen der gemäßigten Gebiete südwärts abgedrängt, wieder wurden sie dort, wo ost-westlich gerichtete Gebirgszüge der Südwanderung entgegenstanden, gegen die Anhöhen gedrängt und zum großen Teil vernichtet, namentlich war es wieder die Gehölzflora, die am stärksten litt, und nur in den Gebieten, die keine Quergebirge aufweisen, rettete sich eine größere Artenzahl. In Europa sehen wir erhebliche Reste nur auf den Gebirgen der Balkanhalbinsel (resp. in Ungarn) oder auch an den angrenzenden Ländern sich erhalten, dort leben noch jetzt der Walnußbaum *(Juglans regia)*, *Castanea vesca*, der Wein *(Vitis vinifera)*, eine Platane *(Platanus Orientalis)*, der Judasbaum *(Cercis siliquastrum)*, die Roßkastanie *(Aesculus hippocastanum)*, Flieder *(Syringa vulgaris)*. In den östlichen anschließenden vorderasiatischen Landstrichen sind gleichfalls noch einige erhalten, so außer einem Teil der genannten eine Art des aus dem Tertiär genannten *Liquidambar (L. Orientale)*.

Günstiger als die baumartigen Gehölze waren verhältnismäßig die Sträucher und Kräuter in ihren Wanderungen gestellt, schon weil sie i. a. bis zur Blühfähigkeit, also bis zur Frucht- und Samenproduktion keine so lange Zeit gebrauchen, daher wesentlich schneller wandern können. Die Zahl der erhalten gebliebenen Arten und Gattungen ist viel größer, aber auch bei ihnen zeigt sich, daß sie fast alle in ganz isolierten Typen erhalten sind, daß also die ganze große Zahl der Zwischenglieder und Verwandten ausstarb, vernichtet wurde. Von solchen isolierten tertiären Typen, die noch in Europa vorkommen und die mit ostasiatischen Formen nahe verwandt sind, seien genannt[102] von Sträuchern *Philadelphus* („Jasmin"), Felsenbirne *(Amelanchier)*, eine von Degen und Reiser entdeckte *Sibiraea (S. Croa-*

---

zur Floraentwicklung in Ber. Schweiz. Bot. Ges. XIII (1903). Vgl. auch Backmer, A. L., Torvmarksundersökningar i mellersta Österbotten. Acta forestalia Fennica XII (1919).

[102] Vgl. Näheres Engler, Versuch I 44 ff.

tica), Coriaria, eine *Forsythia* (die von Baldacci entdeckte *F. Europaea*), Oleander *(Nerium)*; von Kräutern *Narthecium,* die Haselwurz *(Asarum), Isopyrum, Eranthis, Epimedium, Meconopsis, Waldsteinia,* der Fichtenspargel *(Monotropa),* die Schuppenwurz *(Lathraea), Apocynum, Omphalodes, Scopolia* usw.

In den von den Gletschern nicht berührten Landstrichen waren die Eingriffe in den Pflanzenbestand nicht so stark, die Abkühlung des Klimas wird, wenn auch nicht unmerklich, so doch sicher nur mäßig gewesen sein, und es wird sich dort eine sehr formenreiche, entwicklungs- d. h. variationsfähig gebliebene Flora erhalten haben, wie z. B. im zentralen China, von dem später noch die Rede sein soll. Je ungünstiger aber die Zugangsverhältnisse gewesen sind, desto mehr isolierte Typen werden sich auch hier angefunden haben, so z. B. im Mittelmeergebiete, bei dem die Zugangswege fast überall durch hohe Gebirge versperrt waren. Die einmal dorthin gelangte Flora blieb aber auch während der Eiszeit in allen wesentlichen Zügen erhalten. Von den schon oben als Bewohner des europäischen Kontinents während der Tertiärperiode (z. T. schon während des Eocaen) genannten Pflanzen leben noch jetzt viele im Mittelmeergebiete, so z. B.:[103] *Smilax,* Zwergpalmen *(Chamaerops),* Feigen *(Ficus),* Eichen *(Quercus),* Hopfenbuche *(Ostrya),* Lorbeer *(Laurus),* Granatapfel *(Punica),* Johannisbrot *(Ceratonia), Anagyris, Pistacia,* Wein *(Vitis), Coriaria,* Myrten, Oleander *(Nerium),* Ölbaum *(Olea), Viburnum,* von denen z. B. Oleander und Lorbeer schon aus der Eocaenzeit bekannt sind. *(Olea, Punica* und *Ceratonia* werden in der Jetztzeit meist als eingebürgerte Kulturpflanzen angesehen.)

In den Hochgebirgen der nördlichen Halbkugel ist ebenso wie bei der (oder den) ersten Vereisungen eine starke Vergletscherung eingetreten; die wärmeliebenden Elemente wurden zurückgedrängt und vielfach vernichtet. Eine Reihe von Arten und Gattungen erhielten sich nur an wenigen günstigeren Standorten und zeigen sich deshalb z. T. nur auf einzelne Teile beschränkt, entweder ganz ohne nahe Verwandte oder durch weite Länderstrecken (s. S. 123) von ihnen getrennt; als Beispiele seien genannt *Wulfenia Carinthiaca* (Scrophulariacee) in Kärnten, deren Verwandte in Montenegro, Syrien und auf dem Himalaya leben, *Sanguisorba dodecandra* (Rosacee) nur noch in den Bergamasker Alpen und im Veltlin in den Südalpen mit Verwandten in den zentralasiatischen Gebirgen, die Gattung *Ramondia* (Gesneracee) ist in 3 nahe verwandte Formen in den Pyrenäen und in Serbien

---

[103] Näheres s. Engler a. a. O. I 48 ff.

gespalten. Zahlreiche andere Beispiele ließen sich noch aufführen, namentlich solche, die die Beziehungen der (sicher auch in der Eiszeit wärmer gebliebenen) Ost- und Westalpen zueinander zeigen. Weiteres darüber siehe in der zitierten Literatur.

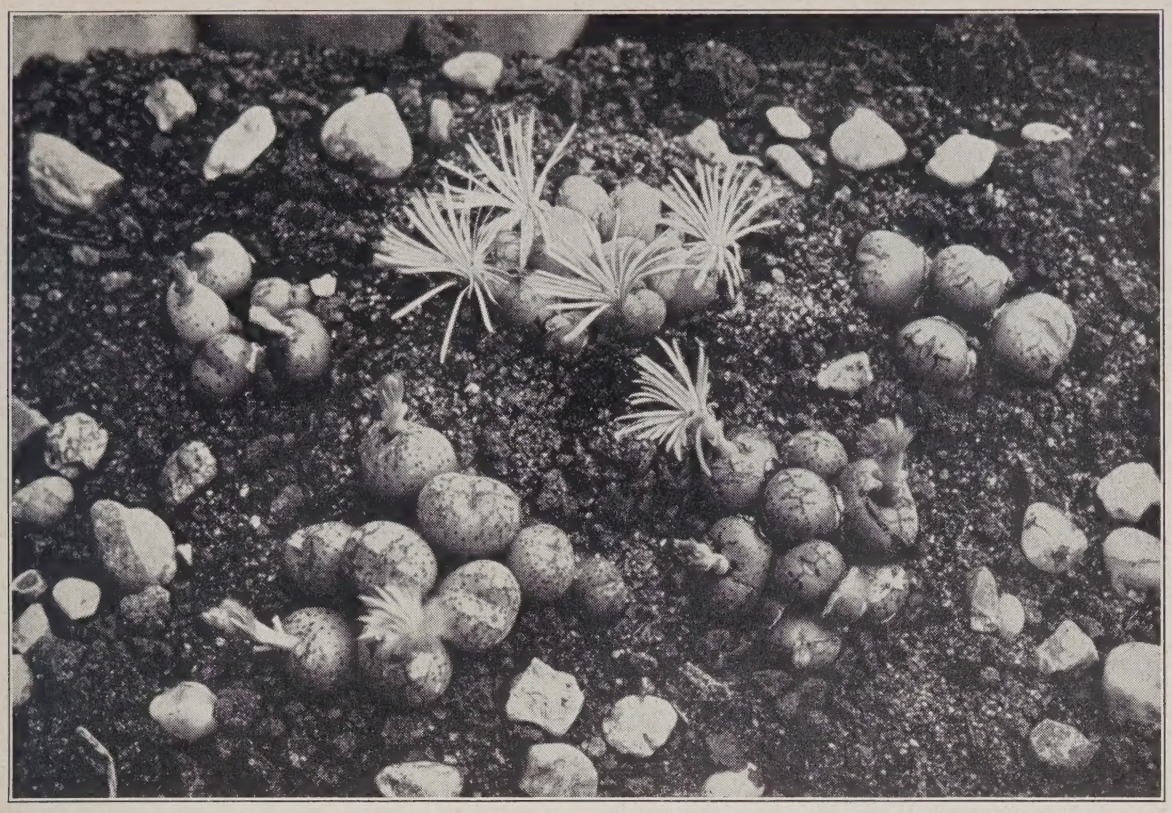
Ausführlich stellen Briquet für die westlichen und Beck[104] für die östlichen Alpen den Verlauf der Pflanzenwanderung dar. Besonderes Interesse bieten dabei die östlichen Alpen wegen der Nähe der namentlich auf dem Karst verbreiteten Illyrischen wärmeliebenden Gebirgsflora. Nach Beck bewohnte die Karstflora während der letzten Interglazialzeit die montane Region der östlichen Alpen, später wurde sie zurückgedrängt, aber da die Vergletscherung hier nicht so allgemein war, sondern die Gletscher nur zungenartig vorstießen, konnten selbst zur Zeit der größten Vergletscherung noch in 500 bis 600 m Höhe Bäume, also eine frostharte Waldvegetation, sich erhalten. Es werden also sicher nichtvereiste wärmere Stellen in niederen Lagen vorhanden gewesen sein. Die Karstflora überflutete also im Interglazial die östlichen und auch die südlichen Alpen; in den entsprechenden Schichten Südtirols findet sie sich auch überwiegend. Dort starb sie aber wohl ganz aus und jetzt an den Südalpen vorkommende Florenelemente dürften in postglazialer Zeit eingewandert sein. — Dies Verhalten der Illyrischen (Karst-)Flora in den östlichen Alpen läßt sie als interessante Übergangsflora zu der oben erwähnten Mittelmeer- (Mediterran-)Flora erscheinen, die auch die Vereisungen ziemlich ungestört überdauerte.

Wie nun die Weiterentwicklung nach dem Rückzuge der letzten Eiszeit geschah, darüber gehen die Anschauungen der verschiedenen Forscher sehr wesentlich auseinander, namentlich da bezüglich der klimatischen Entwicklung der kühleren gemäßigten Gebiete große Meinungsverschiedenheiten bestehen. Während die einen annehmen, daß nach dem Abschmelzen des Inlandeises Temperaturen eintraten, die den jetzt herrschenden etwa ähnlich waren, und daß sie, geringe Schwankungen ausgenommen, im wesentlichen auch ähnlich geblieben sind, meinen die andern aus Schichtenfolgen in quartären Ablagerungen schließen zu dürfen, daß wenigstens einige sehr starke Klimaschwankungen auch nach der Eiszeit eingetreten sind, zu den letzteren gehören namentlich der Norweger Blytt,[105] dann auch Aug.

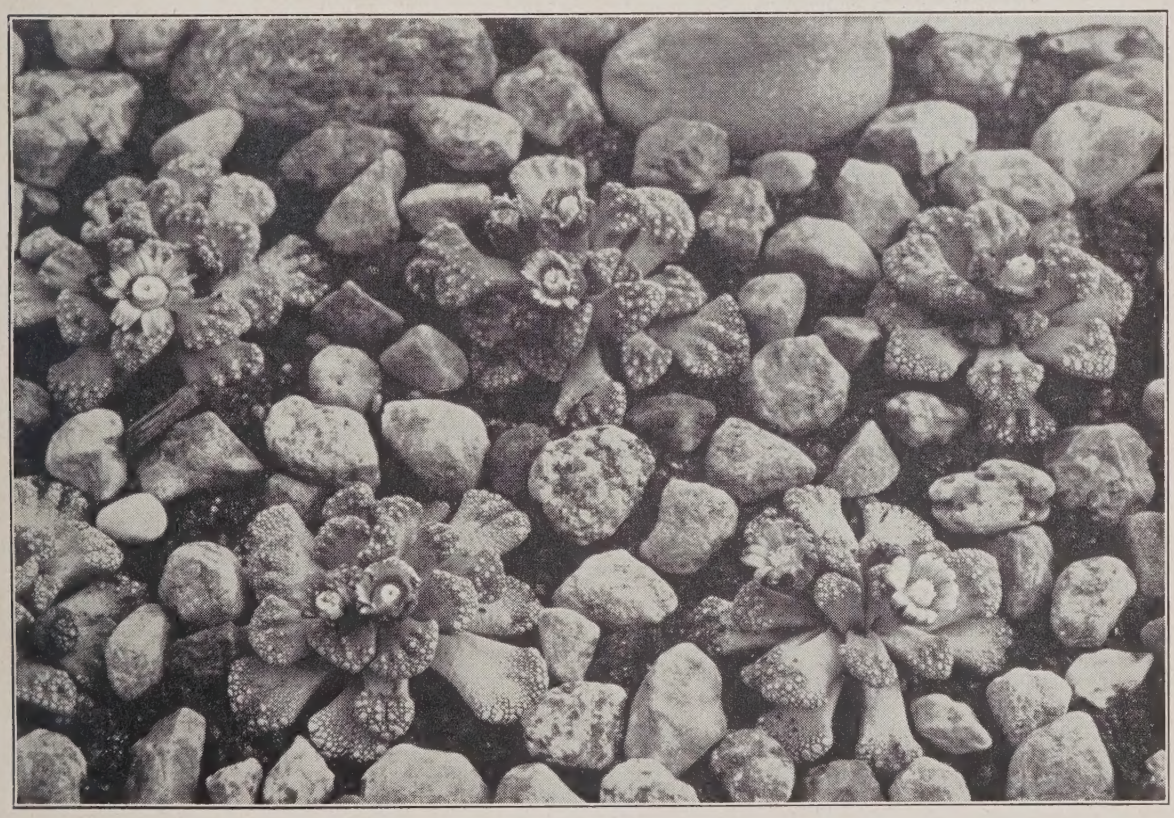
---

[104] Über die Bedeutung der Karstflora in der Entw. der Ostalpen in Wissenschaftl. Ergebnisse, Intern. Kongr. Wien 1905. 174.

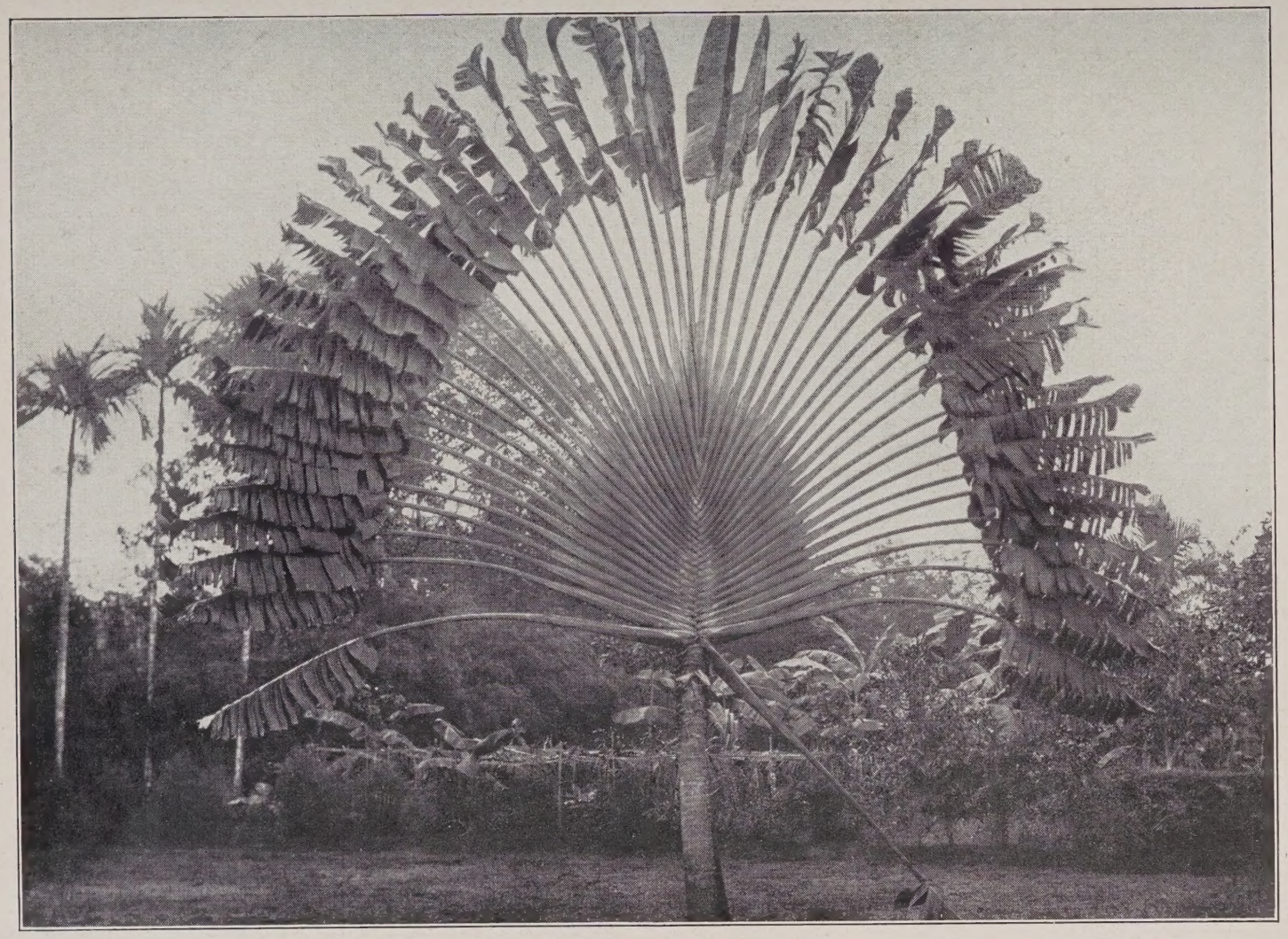
[105] Blytt, Axel, Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate in Engl. Bot. Jahrb. II (1882). — Zur Geschichte der nordeuropäischen besonders der



Steinähnliche Mesembrianthemum (M. ficiforme) aus Südafrika.
Kultiviert im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem (Phot. von K. Gielsdorf)



Steinähnliche Mesembrianthemum (M. calcareum) aus Südafrika.
Kultiviert im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem (Phot. von K. Gielsdorf)



Ravenala Madagascariensis, Travellers tree (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Schulz-Halle[106] u. a. Der erstgenannte stützt seine Anschauungen zumeist auf geologische Funde, der zweite hat in zahlreichen Schriften ein außerordentlich kompliziertes und in sehr vielen Teilen unkontrollierbares System der Entwicklung der Flora namentlich Deutschlands resp. Mitteleuropas ausgearbeitet. Weiter beschäftigten sich besonders skandinavische Forscher mit der Ermittlung der fossilen Floren, so Andersson[107] und Sernander[108] namentlich mit dem Studium der Schichtenfolge (vgl. unten). Nach Blytts Auffassung haben verschiedene Perioden trockenen und feuchten Klimas abgewechselt und eine verschiedene Vegetation, namentlich verschiedenen Baumbestand hervorgerufen. Neuerdings hat sich auch Gradmann[109] für die Annahme eines Klimawechsels ausgesprochen. Es ist außerordentlich schwer, die wahren Verhältnisse aus den Funden und Theorien zu erkennen, denn einerseits können die geologischen Funde als einzige sichere Handhabe für das Vorkommen bestimmter Pflanzen und Vegetationsformationen gelten, andererseits ist es oft sehr gefährlich, aus ihnen zuweitgehende Schlüsse zu ziehen, denn häufig ist schon die Gleichzeitigkeit ähnlich ausgebildeter Horizonte sehr schwer nachzuweisen. Penck hat schon[110] darauf hingewiesen, wie sehr die Vereisung großer Länderflächen das Klima der Nachbargebiete beeinflußt, wie zur Zeit der Haupteisbedeckung im östlichen Europa, schon im östlichen Ungarn,[111] ein trockenes Steppenklima geherrscht hat, weil konstante trockene Kontinentalwinde (s. S. 84) geherrscht haben müssen. Ob nun auch in den nördlichen Teilen während

---

norwegischen Flora ebenda XVII (1893). — Nye bidrag til kundskaben om karplanternes udbredelse i Norge in Christiania Vedensk. Selsk. Forh. f. 1892.

[106] Schulz, Aug., Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit. Jena 1894. — Weitere Arbeiten bes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1908—10.

[107] Växtpalaeontologiska undersökningar af svenska torfmossar in Bih. K. Sv. Akad. Handling. XVIII (1895). — Svenska växtvärldens historia. Stockholm Högsk. pop. ford. 1896. Deutsch in Engl. Bot. Jahrb. XXII. 433 ff. m. 2 Karten (1897).

[108] Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklings historia. Diss. Uppsala 1894. — Några ord med anledning af Gunnar Anderssons Svenska växtvärldens historia in Bot. Not. 1896 usw. usw.

[109] Eichler, J., Gradmann, R. und Meigen, W., Ergebnisse der pflanzengeographischen Durchforschung von Württemberg, Baden und Hohenzollern VII (1926) S. 429 ff.

[110] Penck, Albr., Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit in Wiss. Erg. Kongr. Wien 1905, 16 (1906).

[111] Vgl. Pax, F., Beitr. foss. Fl. Karp. in Engl. Bot. Jahrb. XXXVIII 272 (1906). Grundzüge, Pflanzenverbr. Karpathen II 43 (1908).

der langen Abschmelzperiode ähnliche zeitweise eintretende Klimakontraste hervorgebracht wurden, als Teile vom Eise bedeckt, andere schon frei waren, oder ob wirklich das ganze nördliche Europa eine längere Trocken- resp. Wärmeperiode hatte oder gar deren mehrere, ist nicht sicher nachzuweisen. Bei der Entwicklungsgeschichte der Vegetationsformationen (weiter unten) werden wir sehen, wie ein Wechsel von Vegetationsformationen[112] z. T. durch die klimatischen Verhältnisse erfolgen muß, z. T. auch nur durch Wasserstandsschwankungen usw. hervorgebracht wird, ohne daß irgendwelche klimatische Schwankungen dabei mitwirkten. Die abgestorbenen Reste solcher aufeinander folgender Formationen werden sich mit ihren Pflanzeneinschlüssen aufeinanderlagern und namentlich, wenn die Umwandlung erst nach längerer Zeit, also nach Ablagerung größerer Mengen abgestorbenen Materials, vor sich geht, werden diese Schichtungen, wechselnde Wurzelschichten usw., leicht das Bild starker klimatischer Schwankungen vortäuschen. Die floristische Pflanzengeographie zeigt, daß so geringe klimatische Differenzen, die vom Menschen nur als unwesentlich empfunden werden, wie die des Westens und Ostens Norddeutschlands nicht nur zahlreiche östliche und westliche Pflanzengrenzen, sondern sogar einen sehr abweichenden Florencharakter zustande bringen können. Ein sicherer Anhalt für starke Schwankungen ist nicht gegeben. — C. A. Weber und Graebner kamen unabhängig voneinander und auf verschiedenen Wegen zu dem Schluß, daß kein zwingender Grund für die Annahme irgendwie erheblicher Klimaschwankungen nach der Eiszeit vorliegt.

Die richtige Erkenntnis des langsamen Einwanderns wurde durch die Unerklärbarkeit der Diluvialerscheinungen erschwert; ganz abgesehen von Ideen, die die Alpenpflanzen in ihrem Ursprung bis zum Karbon zurückverfolgen wollten,[113] hatte in früherer Zeit die Lyall'sche Drifttheorie weite Geltung, die den Diluvialboden auf Material zurückführen wollte, welches die auf dem angenommenen Nordeuropäischen Meere abtauenden nordischen Eisberge absinken ließen. Das hätte große kontinentale Verschiebungen seit der Tertiärzeit bedeutet und ließ die Wanderstraßen der Pflanzen in Europa in einem anderen Lichte erscheinen.[114] Erst Torells Nach-

[112] Vgl. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands. Leipzig 1909. — Veränderungen von Vegetationsformationen im 32. Ber. Westpreuß. Bot.-Zool. Ver. Danzig 1910, 54 etc.

[113] Ball, On the origin of the Flora of the European Alps in Proceed. R. Geogr. Soc. 1889. — Vgl. dagegen Diels, L., Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Bericht 7. Zus. Freien Verein. Pflanzengeogr. 1909. Leipzig 1910.

[114] Christ, Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europ. Alpenkette, 1866.

weis der Vergletscherung Nordeuropas brachte gesunde Grundlagen.

Daß das Klima beim Beginn der Abschmelzperiode noch ziemlich kalt gewesen sein muß, liegt auf der Hand. Bodeneis wie es heute noch in Teilen Sibiriens und Nordamerikas vorhanden ist, wird langsam aufgetaut sein und bewirkte eine Herabdrückung der Vegetationszeit und damit der Vegetation selbst. In postglazialen Mooren ist eine reiche arktische Flora gefunden worden, denen allmählich eine subarktische (resp. subglaziale) folgte. P. Range[115] hat eine vollständige Aufzählung der arktischen und subarktischen Pflanzen mit ihrer bisher bekannten Verbreitung in Europa gegeben; neben zahlreichen Moosen usw. sind *Arctostaphylus alpina, Betula nana, Diapensia Lapponica, Dryas octopetala, Eriophorum Scheuchzeri, Loiseleuria (Azalea) procumbens, Oxyria digyna, Pinus montana, P. cembra, Polygonum viviparum, Salix arbuscula, S. herbacea, S. myrsinites, S. polaris* (Fig. 51), *S. reticulata, S. retusa, Saxifraga aizoides, S. oppositifolia* u. a. arktische resp. alpine Formen beobachtet. Außer den genannten Kiefernarten waren es namentlich Birken, und zwar unsere beiden *Betula verrucosa* und *B. pubescens*, Zitterpappeln *(Populus tremula)* und Erlen *(Alnus glutinosa)*, die als Bäume auftraten, ihnen folgte in Deutschland und auch in Dänemark sehr bald die gemeine Kiefer *(Pinus silvestris)*; nach der skandinavischen Halbinsel gelangte diese Baumart erheblich später. Für die Zeit des Vorherrschens der Kiefer wird z. B. eine solche trockenere Periode angenommen, von der oben die Rede war. Der Kiefer folgten dann die Fichte, die Eiche und endlich die Buche.[116] Diese Einwanderungsfolge dürfte etwa der verschiedenen Empfindlichkeit dieser Gehölze gegenüber dem nordischen Klima entsprechen, wie sie sich in den jetzigen Verbreitungsgrenzen ausprägt. Birken und Pappeln gehen weit nach Norden und nehmen an der Bildung der Baumgrenzen teil, die Eiche bewohnt noch einen großen Teil Skandinaviens, fehlt aber im ganzen Norden, die Buche ist nicht einmal mehr durch ganz Deutschland verbreitet, sie fehlt schon im Nordosten, in Skandinavien ist sie nur noch im südlichen Norwegen und in Südschweden zu finden.

Der erste, der die Untersuchung der glazialen Moore systematisch betrieb und positives Material für diese Florengeschichte lieferte, war

---

[115] Range, P., Das Diluvialgebiet von Lübeck und seine Dryastone, in Zeitschr. f. Naturwiss. LXXVI 161 ff. (1906). Das Verzeichnis S. 232 ff.

[116] Steenstrup, Skovmoserne Vidnesdam og Lillemose. Danske Ved. Selsk. naturv. Afhandl. 1842. — Andersson u. Sernander, vgl. S. 89.

Nathorst.[117] Überall wurde dann später die nordische Flora nachgewiesen und in zahlreichen Abhandlungen besprochen,[118] südlich bis ins südlichere Frankreich und nach Ungarn wurden die Glazialpflanzen beobachtet. Die Entstehung der britischen Flora behandelte u. a. Cl. Reid.[119] Beim Studium der Flora der Britischen Inseln fällt dem mitteleuropäischen Besucher Englands auf, daß eine Anzahl der verbreitetsten Pflanzenarten[120] deutlich (z. T. sehr erheblich) abweichend gestaltet sind, von denen, die wir auf dem europäischen Festlande zu sehen gewohnt sind. So fanden wir beispielsweise auf der internationalen Exkursion im Jahre 1910 unser typisches *Sedum acre* nur am westirischen Strande, sonst begegnete uns sehr häufig statt seiner *S. Drucei*. Weiter zeigten sich stark abweichend z. B. *Cirsium palustre*, *Pinus silvestris* u. a. Zu erklären ist diese Erscheinung wohl nur so, daß sich diese Typen in den nicht vereisten Teilen der Britischen Inseln erhalten haben (altenglische Flora), während im nördlichen mitteleuropäischen Gebiete die weiten Flächen völlig entblöst waren und sich erst neu besiedeln mußten. Die oben erwähnte Blyttsche Theorie von den wechselnden Klimaten fand mancherlei Feinde und Freunde, nach ihm bedeuten erhebliche Torflager ein feuchtes (insulares) Klima, während ein kontinentales Klima Wurzelschichten, Waldreste usw. hinterläßt, öfter ohne daß viel Holz, welches verwest ist, zurückbleibt. — Engler hat schon in seiner Entwicklungsgeschichte[121] 1879 die von Blytt nach seinen Funden mit den von Nathorst angenommenen in Parallele zu setzen versucht, aus seinen Ausführungen ergibt sich etwa folgende Tabelle:

---

[117] Om några arktiska växtlemningar i en sötvattenst. vid Alnarp i Skåne in Lunds Univers. Årsskr. 1870 (1871). — Über den gegenwärt. Standpunkt unserer Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen. Bih. k. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Stockh. XVII 3 No. 5 (1892).

[118] Vgl. die wichtigste Literatur bei Engler in Wiss. Beitr. 100 jähr. Wiederk. A. v. Humboldts Reise. 208 (1899) u. Range, Diluvialgebiet von Lübeck, in Zeitschr. f. Naturw. Stuttg. LXXVI 215 ff. (1903). — Über das Ostbaltikum vgl. Kupffer, Arbeit. d. 1. Balt. Historikert. Riga 1908, 174 ff.

[119] The Origin of Brit. Flora. London 1899. — Eine Reihe weiterer meist früherer Arbeiten desselben s. bei Range a. a. O. 217 f.

[120] Vgl. Graebner in Druce, The internat. phylogeograph. Excurs. in the British Isles. 1911; New. Phyl. 1911. The bot. exch. Club. British Isles 1911; in Tansley, Internat. phylogeographical excursion in the British Isles 1911. Cambridge 1913.

[121] S. 193 f. und in Wiss. Beitr. a. a. O. S. 212 f. (1899).

Blytts Schichten	Klima	Blytts Periode	Nathorsts resp. Anderssons Perioden
1. Letzter Abschnitt der Eiszeit	feucht		
2. Ton mit arktischen Pflanzen	kontinental	Arktische	Dryas-Periode
3. Torf, ca. 1 m mächtig mit Populus tremula, Betula odorata	insular	Subarktische Zeit	Espen-Periode
4. Wurzelstöcke und Waldreste	kontinental	Subarktische Zeit	Kiefern-Periode
5. Torf mit hineingestürzten Stämmen der Waldkiefer (in Dänemark Steinwerkzeuge) ca. 1,3 m mächtig	insular	Subarktische Zeit	Kiefern-Periode
6. Wurzelstöcke und Waldrest. Hasel, Eiche u. a. wärmeliebende Laubbäume	kontinental	Boreale	Eichen-Periode
7. Torf mit hineingestürzten Stämmen der Quercus sessiliflora, ca. 3,3 m mächtig	insular	Atlantische (Einwanderung der atl. Flora)	Eichen-Periode
8. Wurzelstöcke und Waldreste	kontinental	Subboreale	Eichen-Periode
9. Torf aus Sphagnum (in Norwegen Steinwerkzeuge) ca. 1,5 m mächtig	feucht	Subatlantische	Erlen- und Buchen-Periode
10. Gegenwart. Austrocknung der meisten Torflager, teils Bedeckung mit Heide, teils mit Wald			Erlen- und Buchen-Periode

Seit der Eiszeit hat sich Norwegen um etwa 200 m gehoben, zu Blytts 7. Schicht lag es noch 50 m, zur 8. noch 16 m tiefer als jetzt.

Ähnliche Schichten glaubte Staub[122] in Kalktuffablagerungen des nördlichen Ungarn gefunden zu haben, hier sei zuerst die Zitterpappel und Hängebirke *(Betula verrucosa)* mit der Grauweide *(Salix cinerea)* aufgetreten, denen dann die Kiefer folgte. Nach ihr kamen Linden *(Tilia platyphyllos)*, Haseln, Salweide *(Salix caprea)*, Faulbaum *(Frangula)*, dann die Eichen mit Ahorn und Esche, danach wieder Rot- *(Fagus)* und Weißbuche *(Carpinus)*, schließlich trat dann erst die Fichte hervor.

[122] Die Flora der Eiszeit in Ungarn. Földtani Közlöny. Budap. 1891, vgl. Pax, Grundz. Karp. I 30.

Nach C. A. Webers Untersuchungen im norddeutschen Flachlande scheint eine reine Birkenzeit dort nicht ausgeprägt gewesen zu sein, wie in den nördlichen Ländern, da sich die Kiefer frühzeitig eingestellt hat. Die Möglichkeit liegt vor, daß sich die Kiefer mit der Birke selbst während des Höhepunktes der Eiszeit hier und da in Mitteldeutschland erhalten hat. Auch die Kiefernzeit, während der die Linde *(Tilia parvifolia)* einwanderte, scheint nicht lange gedauert zu haben, da die Eiche bald erschien. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß das Vordringen der Birke und Kiefer oft nur lokale Bedeutung hatte (s. S. 93). Die Herrschaft der Stieleiche *(Quercus pedunculata)* umfaßte dagegen den größten Zeitraum nach der Eiszeit. In dieser Zeit ging der süße Ancylus-See in das salzhaltige Gewässer, die Ostsee (Litorina-Meer) über. Während der letzten Zeit der Eichenperiode mögen in Norddeutschland die Neolithiker[123] gewohnt haben, und die Bildung der großen Heideflächen in Norddeutschland begann.

Neben lokalen Änderungen der Vegetationsformationen kommen bei diesen wechselnden Schichten zweifellos die verschiedenen Zeiten der Einwanderung der Gehölze usw. zum Ausdruck. Es liegt auf der Hand, daß namentlich in den von den Gletschern stark bedeckten, dann reichlich mit diluvialem Geschiebeboden belegten Gebieten die lokalen Verhältnisse sich zunächst sehr viel stärker geändert haben müssen als jetzt. In der Abschmelzperiode des Eises haben die riesigen Wassermassen die noch heute ausgeprägten Diluvialtäler ausgewaschen und in ihnen ihr Wasser dem Meere zugewälzt. Schon die Nähe der großen Wassermassen muß die klimatischen Verhältnisse der Umgebung beeinflußt haben. Im Boden eingeschlossene Eismassen, die langsam abtauten und dadurch später wohl die abflußlosen Becken der Diluviallandschaft erzeugten, werden lokale Herabdrückung der Temperatur resp. Verkürzung der Vegetationszeit bewirkt haben. Die Wasser trennten Sande und schwere Böden. Aber auch nach der Abschmelzperiode, ähnliche klimatische Verhältnisse wie jetzt vorausgesetzt, werden die zu Tal rieselnden Wässer zunächst eine stärkere Erosionstätigkeit gezeigt haben, da sie im Durchschnitt auf dem Diluvium ein viel größeres Gefälle hatten. Änderungen, besonders Senkungen des Grundwasserstandes werden häufig gewesen sein, aber auch Aufstauungen usw. waren wohl

---

[123] Friedrich u. Heiden, Die Lübeckischen Litorina-Bildungen. Mitt. Geogr. Ges. Nat. Mus. Lübeck 1905, 42. — Weber, C. A., Über Litorina- und Praelitorina-Bildungen der Kieler Förde. Engl. Bot. Jahrb. XXXV (1904).

nicht selten, ehe die Oberfläche die jetzige Gestalt erhielt.[124] Natürlich müssen alle diese Veränderungen, die wahrscheinlich oft in einer bestimmten Reihenfolge sich vollzogen, stets eine Änderung der Vegetationsformationen nach sich gezogen haben. Die von Nehring usw. (vgl. oben) angenommene Steppenperiode, die er auf Tierfunde (12 Steppentiere) begründet, ist durch Pflanzenfunde nicht belegt. Allerdings ist die Erhaltungsmöglichkeit für die trockene Gelände bewohnenden Steppengewächse als Fossilien sehr gering, während naturgemäß die Feuchtigkeitsbewohner in Wasserablagerungen und Torfen häufig erhalten blieben.[125] Nach Webers (a. a. O. 1905, 111) Funden war bei uns die Trockenperiode, die man am Ende der Eiszeit annimmt, nicht so ausgeprägt, um einen Steppencharakter zu bedingen. (Vgl. unten Kap. Veränderungen usw.)

Während also dem zurückziehenden Eise die noch in Teilen Mitteleuropas erhalten gebliebenen alten Typen (z. B. Gehölze) wieder auf dem im wesentlichen nordwärts gerichteten Wege folgten, geschah naturgemäß eine Einwanderung auch aus anderen Gebieten her. Schon Christ weist (a. a. O. 1866) nach, daß ein sehr erheblicher Prozentsatz der Alpenflora selbständig ist und daß Wanderungen auch aus den asiatischen Gebirgen her erfolgt sind. Auch Areschoug[126] verweist auf den Zusammenhang der skandinavischen und nordasiatischen Flora, Nathorst studierte namentlich die Einwanderung der Fichte, die aus ihren nordeuropäischen Standorten östlich verdrängt war, nach Skandinavien, wo sie auch von Osten her erschien. Über die Wanderstraßen unserer norddeutschen Steppenelemente (Pontische, Pannonische Pflanzen, vgl. unten) berichtete E. Loew.[127]

Betrachten wir zunächst das Verhalten in der Ebene, so wird anfangs in den Mooren, soweit diese von dem noch vorhandenen ab-

---

[124] Vgl. Wahnschaffe, Die Ursachen der Oberflächengestaltung des Norddeutschen Flachlandes. 2. Aufl. Stuttgart 1901, 3. Aufl. 1909.

[125] Die wichtigste Literatur darüber vgl. bei Engler a. a. O. (1899) S. 214, besonders die von C. A. Weber, Conwentz usw. — Neuere besonders G. Andersson, The climate of Sweden in the late-quarternary period in Sver. geolog. Undersökning. Årsbok III (1909) no. 1. — R. Sernander, Steppennatur in Västergötland. Svensk bot. Tidsk. II (1908) 49 ff., 201 ff., 390 ff. — Ders., On the evidence of postglacial changes of climate furnished by the peat-mosses of Northern Europe in Geolog. Fören, Stockh. Förh. XXX (1908) 465 ff. — E. Warming, Den Danske Planteverdens Historie efter Istiden in Indbydelseskrift Kjøbenh. Universit. 1904.

[126] Om den europeiske vegetationens ursprung, 1868.

[127] Loew, E., Über Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande. Linnaea 1879.

schmelzenden Eise mit Wasser versorgt wurden, sich eine größere Menge der arktischen Pflanzen gehalten haben, ebenso an den noch mit Bodeneis besetzten Stellen und an den kalten Rinnsalen der Gletscherbäche. Mit dem völligen Verschwinden des Eises müssen sich dann ähnliche Verhältnisse gebildet haben wie jetzt. In die vereiste Landschaft haben sich zuerst wohl längs der Diluvialströme wärmere eislose Teile hineingeschoben, die die erste Baumvegetation wieder trugen, ihnen folgten dann mit der zunehmenden Erwärmung andere, etwa in der auf S. 93 ff. angegebenen Reihe immer die kälteertragenden den Eismassen zudrängend, resp. der arktischen Flora folgend. Es ergibt sich für diese Gehölze dadurch im wesentlichen eine Wanderung von Süd nach Nord, die kälteliebende Flora wurde allmählich durch die wärmeliebende verdrängt. Die letzten Zufluchtsstätten der arktischen Pflanzen sind die kältesten Formationen, die Moore (vgl. ökolog. Pflanzengeographie), gewesen. Noch heute finden wir im nördlichen Mitteleuropa an solchen Orten die Zwergbirke *(Betula nana)* (Fig. 51), *Chamaepericlymenum (Cornus) Suecicum*, die Moltebär *(Rubus chamaemorus)*, *Saxifraga hirculus*, die Lappenweide *(Salix Lapponum)*, einige andere Weiden usw.; je weiter nach Nordosten (Ostpreußen usw.), desto mehr nimmt die Zahl zu. Inwieweit alle diese arktischen Pflanzen aber als **„Relikte"**, als Überreste aus der Eiszeit, zu betrachten sind, ist schwer zu sagen; bei einigen ist durch ihr Fehlen im Torf des betreffenden Moores ihre Neuansiedelung mindestens sehr wahrscheinlich (vgl. unten). Nimmt man die von einigen Schriftstellern behauptete Steppenperiode nach der Eiszeit an, so ist ihre ununterbrochene Erhaltung (auch aus später darzulegenden Gründen) höchst unwahrscheinlich. Soweit unsere Kenntnis von den Verbreitungsänderungen typischer Begleiter von klimatisch auch nur schwach umgrenzten Florengebieten reicht, sind die Pflanzen in ihrer Verbreitung und in ihren Grenzen recht konstant; kleine fast unbemerkbare Wandelungen des Klimas setzen ihnen eine Grenze. — Weber betont (a. a. O. 1905), daß die sogenannten Eiszeitrelikte bei uns sich keinesfalls an denselben Orten seit der Eiszeit erhalten haben können, denn zwischen der jetzt die nordischen Formen tragenden Hochmoorvegetation und den etwa im Grunde des Moores vergrabenen glazialen Resten finden sich stets die Ablagerungen von Röhricht und Luch, also von Pflanzengemeinschaften, in denen die betr. Arten gar nicht wachsen konnten. Sie müssen also erst später wieder angelangt sein; an einem bekannten Fundorte der Zwergbirke *(Betula nana)* (Fig. 51) glaubt er sie kaum länger als 30 Jahre annehmen zu sollen. Wenn aber die betreffenden Arten nicht dauernd

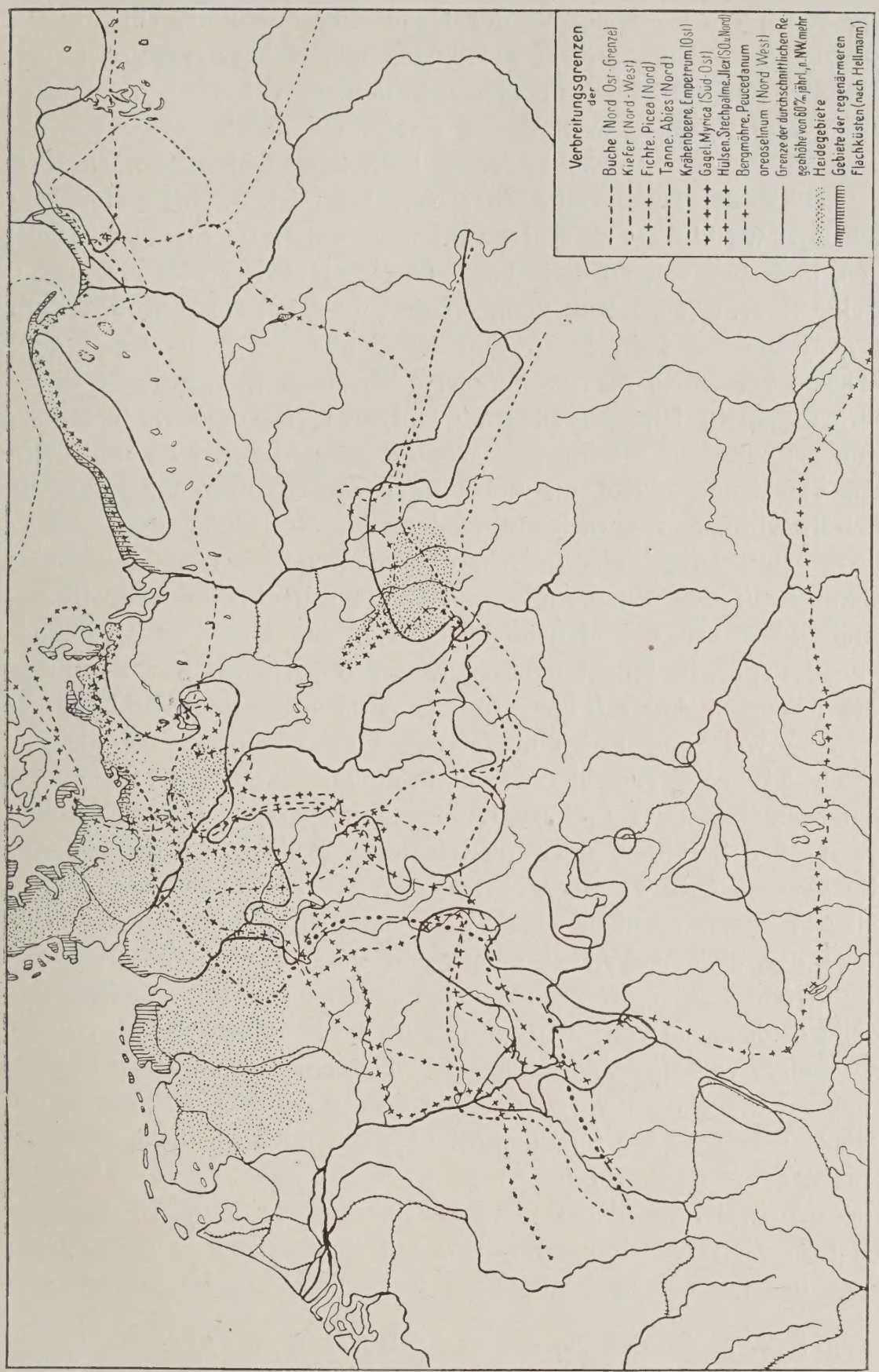


Fig. 54. Pflanzenverbreitung in Norddeutschland. (Graebner.)

an derselben Stelle gelebt haben können, ist es pflanzengeographisch völlig gleichgültig, ob sie aus der Nähe oder durch die alljährlichen Vogelzüge stets neu aus ihrer skandinavischen Heimat eingeführt sind.

Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Flora des norddeutschen Flachlandes, weil dieses Gebiet ein durch keine nennenswerten Höhen unterbrochenes Relief besitzt, also klimatisch ziemlich gleichmäßig ist, andererseits aber von zahlreichen Pflanzengrenzen durchzogen wird.[128] Da viele dieser Pflanzengrenzen miteinander parallel laufen, und zwar sowohl diejenigen, die eine Nordwest- als diejenigen, die eine Südostgrenze darstellen, so muß hier bei einer großen Zahl ein gemeinsamer Faktor wirksam sein, und zwar in der Weise, daß seine vermehrte resp. verminderte Wirkung, die gewissen Pflanzenarten günstig ist, den andern das Leben resp. die weitere Verbreitung unmöglich macht. Das wesentlichste Moment im norddeutschen Flachlande dürfte für die zahlreichen Grenzen außer einigen auf Kältewirkungen zurückzuführenden die Verteilung der Niederschläge sein,[129] die Linien gleicher Regenhöhe zeigen große Übereinstimmung mit den Pflanzengrenzen. In dem trockneren südöstlichen Gebiete herrschen die binnenländischen „Pontischen" oder „Pannonischen" Typen, im feuchteren Nordwesten die Atlantischen, maritimes Klima liebenden Arten (Fig. 54). Jede Art schiebt ihre Verbreitungsgrenze so weit gegen das ungünstige Gebiet vor, wie es ihr nur möglich ist; eine Anzahl von Verbreitungsgebieten wird dadurch durch schmälere oder breitere Landstreifen getrennt bleiben, andere werden sich berühren oder übereinander greifen, so daß in der Mitte gewisse östliche mit westlichen Typen zusammen vorkommen. Finden sich, wie es nicht selten vorkommt, sowohl im Verbreitungsgebiete der östlichen Arten eingestreut vereinzelte Standorte westlicher Arten und zugleich umgekehrt innerhalb der westlichen vereinzelte östliche, so können unmöglich beides Relikte, also Überbleibsel einer weiteren Verbreitung sein, sondern sind die einen Relikte, so müssen die andern **vorgeschobene Posten** sein, also Pflanzen, die im sonst schon für sie ungünstigen Gebiete, doch noch einen geeigneten Standort gefunden haben.

Bei den weitverbreiteten bzw. in einem Teile häufigen Pflanzen kann man die Beobachtung machen, daß sich meist sehr deutlich ein Gebiet der **kompakten Verbreitung** feststellen läßt. Im Gebiete der

---

[128] Graebner in Englers Jahrbüchern XX (1895) S. 547 ff.; Die Heide Norddeutschlands (1901) S. 32 (Karte). 2. Aufl. (1925); Handbuch der Heidekultur, S. 19 (Karte); Landeskunde Prov. Brandenburg, I S. 162 (Karte).

[129] Hellmann, Regenkarte von Deutschland.

kompakten Verbreitung sieht man die betr. Art an recht verschiedenartigen Lokalitäten, an Standorten verschiedenen Bodens, Feuchtigkeits-, Belichtungsgrades usw. auftreten, während sie, je mehr man sich von der Grenze der kompakten Verbreitung der **absoluten Verbreitungsgrenze** nähert, immer mehr an ganz bestimmte Standorte mit ihr ganz besonders zusagenden Vegetationsbedingungen gebunden erscheint.

Anders liegen die Verhältnisse natürlich in den Gebirgen; wir sahen schon, daß dort sogar in der Eiszeit sich an manchen Orten wärmeliebende Elemente erhalten haben können; etwaige kleine Änderungn nach der Eiszeit können um so weniger wirksam gewesen sein. Durch die schon bei den Verschiebungen in früheren Erdperioden erwähnte Fähigkeit der Gebirge als Brücke für Pflanzenwanderungen, besonders durch wärmere Gebiete zu dienen, da ja alle Klimazonen sich in den verschiedenen Höhen ausbilden können, und durch die Möglichkeit des Vorhandenseins warmer und geschützter Kessel erhalten sich Reste mehrerer Perioden. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung unsere Alpen, deren Flora neben den Überbleibseln voreiszeitlicher Pflanzentypen und arktischer Elemente sich zum größten Teile aus eingewanderten Gattungen zusammensetzt.[130] Die Einwanderung geschieht z. T. durch Typen, die von den Ebenen in die Gebirge durch allmähliche Anpassung und Umbildung aufsteigen, oder solche, die der Längsrichtung der Gebirge folgend sich von einem System zum andern, ja von einem Kontinente zum andern fortpflanzen. Auch bezüglich der skandinavischen Gebirge kommt Areschoug[131] zu ganz ähnlichen Resultaten, neben den nordischen Typen ist das Gros der Flora eingewandert, und zwar natürlich über die einzige Verbindungsstraße von Asien her (vgl. oben die Fichte). Ebenso konnten durch Vermittlung der Orientalischen Gebirge in die südlicheren Gebirge Europas, also besonders die Alpen, zahlreiche Formenkreise einwandern, die als feuchtigkeitsliebendere Arten auf den Gebirgsbrücken die großen Steppen und Wüstengebiete überschritten.

Die mit und nach diesen Wanderungen entstehenden Umbildungen und Neubildungen von Formen mögen hier kurz beleuchtet werden. Der alte Stamm der Flora, soweit er Überreste aus der Tertiärzeit usw. darstellt, hat sich im ganzen wenig verändert, die Waldbäume, die Kräuter usw. (z. T. weiter verbreitet, z. T. an isolierten Orten

---

[130] Christ, H., Über die Verbreitung der Pflanzeu der alpinen Region der Europäischen Alpenketten, 1866. — Engler, Ad., De genere Saxifraga 1866, Monographie der Gattung Saxifraga.

[131] Areschoug, F., Om den europeiske vegetationens ursprung 1868.

erhalten), zeigen ein sehr geringes bis mäßiges Variationsvermögen,[132] jedenfalls so, daß die Artzugehörigkeit nie im Zweifel stehen kann. — Bei der Besprechung der miocaenen Wanderungen (S. 72 ff.) wurde schon der Anpassung der Formen an das Leben in den neuentstandenen Gebirgszügen erwähnt, ähnliche Vorgänge sind auch in den durch den Rückzug der Gletscher frei gewordenen Hochgebirgsteilen vor sich gegangen. Einige schon früher in dieselben Gebirge gestiegenen Gattungen mögen neue Verbreitungsgebiete erobert haben, andere aus der Ebene kamen hinzu. Hier sei nur an die Habichtskräuter *(Hieracium)*, die Frauenmantel-Arten *(Alchimilla)* und etwa die Fingerkräuter *(Potentilla)* erinnert, die nach der Eiszeit zahlreiche oft verwirrende, nur von Spezialisten zu bewältigende Formenkreise in den Europäischen (z. T. auch Nordeuropäischen) Gebirgen gebildet haben, Formenkreise neuer Arten, die z. T. sicher mit denen der Ebene nahe verwandt, höchst wahrscheinlich aus ihnen hervorgegangen sind. Eine Reihe neuer auf bestimmte Verbreitungsgebiete beschränkter „endemischer" Arten kommt zustande (Andersson), die aber untereinander oder mit Arten benachbarter Gebiete oder Standorte nahe verwandt sind. Dadurch unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den Relikten, den Überbleibseln aus früheren Erdperioden, oder auch von der Mehrzahl der auf bestimmten Zugstraßen (Gebirgen) zugewanderten Formen.[133]

Je länger diese Entwicklung ungestört dauern kann, desto zahlreichere Typen werden sich ausbilden, desto mehr wird jeder Formenkreis alle nur erdenklichen Standorte zu besiedeln versuchen, desto mehr werden die entstandenen Formen von der ursprünglichen abweichen. — Es muß da kurz auf die artenbildenden Kräfte und die Veränderlichkeit der Formen eingegangen werden. Oben wurde schon betont, daß die Mehrzahl der alten Typen, deren Verwandte ausgestorben sind, wohl durch die jahrtausendelange Isolierung in ihrer Form völlig konstant wurden und nur bestimmte Standorte usw. besiedeln konnten (Sumpfzypresse, Mammutbaum usw.). Andere Gruppen bewahrten sich die schon seit Lamarck, Darwin usw. beobachtete Veränderungsfähigkeit, das mehr oder weniger starke Abweichen der durch geschlechtliche (selten ungeschlechtliche) Vermehrung entstandenen neuen Individuen von ihren Erzeugern. Entstammten diese letzteren einem einzigen Formenkreise, so wird die

---

[132] Schröter, C., Die Vielgestaltigkeit der Fichte in der Schweiz. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich XLIII Heft 2, 3 (1898).

[133] Über die Veränderlichkeit und Vererbungsgesetze vgl. auch Buekers, Abstammungslehre. Leipzig 1909. Correns, Baur, E. und viele andere neuere Forscher.

Variationsfähigkeit der Nachkommen zunehmen, je verschiedener voneinander die erzeugenden Individuen in ihren Einzelmerkmalen waren. In je weniger Eigenschaften die Erzeuger und ihre Vorfahren voneinander abweichen, desto konstanter wird die Nachkommenschaft; die führt dann schließlich eben zu den erwähnten „alten Typen", von deren einigen wir fast keine Abänderungen mehr kennen. Am stärksten ist die Veränderlichkeit aller Individuen untereinander, wenn die Erzeuger schon in allen Teilen irgendwie voneinander abweichen, also etwa in der Blütenfarbe, Behaarung, Größe, Blattform usw. usw., dabei aber an den gemeinsamen Standorten in großer Zahl vereinigt, bei oberflächlicher Betrachtung trotz der Verschiedenartigkeit den Eindruck größter Monotonie machen. Von solchen Formengruppen finden sich nicht selten auch nicht zwei ziemlich gleichartig gestaltete Individuen.

Je weniger Merkmale an einer Pflanze abändern, desto weniger häufig pflanzt sich ein bestimmtes charakteristisches neu aufgetretenes Merkmal auf die Nachkommenschaft einer Pflanze fort, die dieses eine Merkmal als einziges oder neben wenigen von ihren Vorfahren abweichenden zufällig besaß. Es tritt einmal selten oder auch hier und da als einfache „Abänderung resp. Abart" oder auch „Spielart" eventuell auch als „Monstrosität" unter den „normal" gebauten „typischen", d. h. untereinander ähnlich gestalteten Formen auf. In der Natur wird es fast stets wieder verloren gehen. Dem Pflanzenzüchter und Gärtner gelingt es aber oft durch dauernde Isolierung der ein bestimmtes Merkmal zeigenden Pflanzen, d. h. durch Ausmerzung der „zurückschlagenden", also eigentlich der typischen Form (mit der dann keine Kreuzung mehr erfolgen kann) durch mehrere, oft zahlreiche Generationen eine Form zu erziehen, an der das gewünschte Merkmal zunächst an der Mehrzahl der Individuen auftritt, dann schließlich bei allen konstant wird. Auf solche Weise erlangte z. B. das jetzt sehr bekannte schwarze Stiefmütterchen (Dr. Faust und Abkömmlinge) seine Konstanz. Natürlich ist so etwas nur bei kurzlebigen oder doch frühfruchtenden Pflanzenarten möglich. Es ist dies die **„künstliche Zuchtwahl"** Darwins und anderer. In der Natur werden sich ähnliche Vorgänge da abspielen, wo dieses zufällige Merkmal eine besondere Zweckmäßigkeit in sich schließt. Auch hier werden alle nicht mit abändernden Pflanzen erliegen, also ausgemerzt werden oder etwa aus Mangel an Bestäubung ohne Samenerzeugung zugrunde gehen. So können durch **„natürliche Zuchtwahl"** auch allmählich konstante vom Typus abweichende Formen entstehen, die nun natürlich ein eigenes Wohn-

gebiet haben und als „Rassen“ (Petites espèces) ganz anders auftreten als die Abarten usw.

Das erste bekannt gewordene Beispiel einer starken Veränder-

Fig. 55. Rassen (Kleinarten) vom Hungerblümchen (*Erophila verna*). 1—4 Blüten, 5—8 Blattrosetten, 9—13 Haare, 14—17 ganze Pflanzen. (Nach De Vries-Klebahn.)

lichkeit einer Art mit konstanten Abänderungen waren wohl die zahlreichen „Arten“, die von dem Hungerblümchen, *Erophila (Draba) verna* (Fig. 55) abgetrennt wurden. Für die spätere Verfolgung der

Frage ist besonders auf die treffliche Gliederung der Stiefmütterchen-Formen *(Viola tricolor* [Fig. 56] und verwandte Arten), die Wittrock[134] gab, hinzuweisen, die neben den Nachweisen der Konstanz der Formen, die Änderung in der Lebensdauer (einjährig und ausdauernd) für unsere Betrachtung von besonderer Wichtigkeit ist.

Vor mehr als einem halben Jahrhundert erregten die Arbeiten Schübelers[135] über die Anpassung der nach Norwegen eingeführten mitteleuropäischen Kulturpflanzen großes Aufsehen. Er kam zu dem Schlusse, daß die Zeit von der Aussaat bis zur Reife beim Getreide usw. sich bei den im Norden ausgesäten Formen allmählich (natürlich bis zu einer bestimmten Grenze) verkürzt und, was wirtschaftlich das Wichtigste war, daß die aus dem Norden in die südlicheren Gebiete zurückgebrachten Samen die Eigenschaft anfangs noch beibehielten, also den dort dauernd gezogenen Formen überlegen waren. Nach seinen Schilderungen nimmt auch das Gewicht der Samen nach Norden zu, solange sie ihre vollständige Entwickelung noch durchführen können, und die aus ihnen erwach-

Fig. 56. *Viola tricolor*-Formen. 1. *agrestis*, 2. *segetalis*, 3. *gracilescens*, 4. *pallens*, 5. *Nemansensis*. (Nach Jordan.)

---

[134] Wittrock, V. B., Viola-Studier I. 1896 (vgl. auch Viola-Studier II. 1895 [betrifft Geschichte der Pensées]).

[135] Schübeler, F. C., Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania 1862. — Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873—75. — Viridarium Norwegicum. I—III, Christiania 1886—89.

senen Pflanzen sollen kräftiger und widerstandsfähiger sein, als die aus südlicherem Samen. Weiter steigert sich die Intensität der Blütenfarbe usw. sowie das Aroma,[136] solange die Früchte ihre völlige Reife noch erlangen. Wille[137] hat alle diese Angaben nach seinen und anderer Untersuchungen (die Literatur vgl. bei Wille) einer Kritik unterzogen und gefunden, daß die Angaben eine Nachprüfung verlangen, da vielfach unkontrollierbare Behauptungen resp. Darstellungen und individuelle Urteile hineinspielen.

Den neue Pflanzenformen züchtenden Gärtnern ist aber das wohl bei der Mehrzahl der abändernden Pflanze zu beobachtende Gesetz bekannt, daß ein bestimmtes Merkmal (und eine Kombination solcher) desto konstanter an der Nachkommenschaft auftritt, je mehr (natürlich äußerlich sichtbare und innere) Merkmale von der großen Masse (also dem „Typus") abweichend sich an der zur Stammpflanze erwählten zeigen. Zur Weiterzüchtung und Isolierung wählt er deshalb möglichst Pflanzen, die auch im Wuchse, in der Färbung, Blattform usw. von der Mehrzahl abweichen, er erhält schneller konstante Formen. In der Natur kann auch dieser Fall natürlich viel schneller zur Bildung von Rassen führen, als der ersterwähnte, er stellt die „sprungweise Variation" dar, für deren wichtigste und auffälligste Form De Vries (s. S. 77[138]) den Namen der **„Mutation"** gewählt hat. Bei meist nur wenig, d. h. in wenigen Merkmalen abändernden Arten werden diese Mutationen selten sein und werden sie nicht isoliert, so verschwinden sie durch Vermischung mit dem verbreiteten Typus bald wieder. Als Beispiel sei die bei Landau plötzlich erschienene *Capsella Heegeri,*[139] eine Mutation des gemeinen Hirtentäschels erwähnt, welche nur durch Einführung in die Botanischen Gärten erhalten geblieben ist, an dem ursprünglichen Standorte, wie überhaupt in der wilden Vegetation aber wieder verschwunden ist. *Oenothera muricata* galt lange als heimische europäische Art neben der aus Amerika eingeschleppten *Oe. biennis* und kam z. B. massenhaft an der Elbe (z. B. bei Wittenberg) vor. Durch das Dazukommen von *Oe. biennis,* mit der sie sich dauernd kreuzte, verschwand *Oe. muricata* bald mehr und mehr, fand sich schließlich nur noch in einigen abgelegenen Schluchten und

[136] Vgl. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. I. Bd. 5. Aufl. S. 75.

[137] Wille, N., Biolog. Zentralbl. XXV (1905). Wissenschaftl. Ergeb. Internation. Botan. Kongresses Wien 1905. 389 ff.

[138] Vgl. auch De Vries-Klebahn, Arten und Varietäten, Berlin 1906. — Mac Dougal, Heredity and the origin of species. Smith. Report f. 1908. 505 ff. A. L.

[139] Solms, Cruciferenstudien I in Botan. Zeitung LVIII (1900) 167 ff. (weitere II [1901], III [1903], IV [1906]).

Wurzeln von Ficus elastica (India Rubber) im Botanischen Garten von Peradeniya. (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Riesen-Bambus im Botanischen Garten in Peradeniya (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

scheint jetzt völlig „aufgesogen“ zu sein. *Oe. muricata* war also sicher nur eine in der Natur entstandenen Mutation, wie z. B. die ihr ähnliche *Oe. ammophila* auf den Nordseeinseln usw. Bei einer bestimmten Größe der Variation, d. h. bei einem bestimmten Prozentsatz der abändernden Merkmale gegenüber den konstanten muß (in der Theorie) jede solche abgeänderte Pflanze, wenn sie isoliert wird, eine Nachkommenschaft liefern, die in gewissen Dingen von dem Gros (den Abarten des Typus) abweicht, da ja die Nachkommen sich durch die Isolierung nur untereinander kreuzbefruchten können. Bei sehr veränderlichen Formenkreisen, die wohl in allen Organen eine große Veränderlichkeit zeigen, ist die Mutation natürlich am stärksten. De Vries hat zu seinen mustergültigen Untersuchungen den Formenkreis der *Oenothera Lamarckiana* gewählt (Fig. 107—111), eine Pflanze von leider zweifelhafter (vielleicht hybrider; vgl. unter Bastarde) Herkunft aus der Verwandtschaft der *Oe. biennis,* der jetzt bei uns gemeinen aus Amerika eingeschleppten Nachtkerze der Eisenbahndämme usw. Aus dieser Art ließen sich durch Isolierung der sprungweise variierten Pflanzen Formen ziehen, die von ihrer Stammpflanze so abweichen, daß man sie getrost als eigene Arten bezeichnen kann (vgl. De Vries a. a. O.). Besonders interessant ist bei dieser Gattung der Vergleich des Verhaltens in der Kultur, die Beobachtung der künstlich isolierten ganz konstant gewordenen Formen, mit denen in der Natur. *Oe. biennis* und die verwandte *Oe. muricata* haben in den Gebieten massenhaften Vorkommens hier und da Formen ausgebildet, die den künstlich gezogenen sehr ähnlich waren, so namentlich die mit ganz schmalen Blumenblättern *(Oe. cruciata),* die aber meist in der Masse bald wieder verschwanden (in der Kultur aber durch Isolierung natürlich konstant blieben!). Wo durch weite Entfernung oder sonst auch durch den Standort (Inseln) eine Isolierung geschah, die Kreuzbefruchtung mit dem Gros („Typus“) unmöglich wurde, haben sich aber auch hier eigene konstante Formen ausgebildet, so ist eine kleinblütige kleinblättrige Pflanze ganz konstant in West-

Fig. 57. Saisondimorphismus bei *Euphrasia.* (Nach Wettstein.)

preußen, eine nach Abromeit zu *Oe. biennis* gehörige, durch die Kleinblütigkeit aber sonst der dort nicht vertretenen echten *Oe. muricata* (s. oben) gleichende Pflanze. Noch interessanter ist die Ausbildung einer eigenen, sehr abweichenden Pflanze auf den Nordseeinseln *(Oe. ammophila),* die eben der Isolierung auf den Meeres-

Fig. 58. Saisondimorphismus bei *Gentiana Germanica,* links die früheste, rechts die späteste Form. (Nach Wettstein.)

inseln ihre Entstehung verdankt. — Ein Teil der Mutationen von De Vries ist sicher als krankhaft anzusprechen, wie z. B. *Oe. nanella, Oe. gigas* usw., weil bei ihnen die Chromosomenzahlen gestört sind.[140]

Wie bemerkt, könnten manche der so gezüchteten und entstandenen Formen deswegen, weil sie in allen Teilen von dem Typus kon-

[140] Über diese hier nicht näher zu behandelnden wichtigen Fragen vgl. besonders die Arbeiten von Hans Winkler.

stant abweichen, schon nicht mehr nur als Rassen bezeichnet werden, unter denen konstante, aber nur in wenigen bestimmten Merkmalen abweichende Formen verstanden werden, sondern viele bilden gewiß „Unterarten“ oder gar, wenn sie auch in ihrer ganzen Tracht, in den Standorten usw. wesentlich abweichen, gute „Arten“, die wir bei diesen kurzlebigen (meist zweijährigen, hier und da aber schon

Fig. 59. Blätter von *A Oe. nothera Lamarckiana*, *B Oe. lata*, *C Oe. scintillans*. (Nach De Vries.)

einjährig oder ausdauernd werdenden!) Formenkreisen also in verhältnismäßig kurzer Zeit schon entstehen sehen (Beispiele Cacteen-„Arten“ der Handelskataloge; Dahlien-[Georginen]-Rassen usw.).

Beschränkt sich die Abänderung der Pflanzen nun nicht nur auf äußere oder biologische Merkmale, sondern wird der ganze Aufbau der Blüte oder der Frucht usw. in die Variationsfähigkeit einbezogen, so entstehen neue Gruppen, die wir nach der Auffassung der Systematik als „Gattungen“ bezeichnen. Bemerkenswert ist da besonders eine Pflanze, die wahrscheinlich nur durch langjährige Kultur entstand, der Mais (Fig. 64). Ihn findet man schon in den alten amerika-

nischen Inkagräbern, und doch ist die Pflanze nirgend[141] wild bekannt. Zahlreiche Formen, von denen man manche sehr abweichende (wenn sie wild wüchsen) sicher als Arten betrachten würde, bilden den Formenkreis. Der Mais dürfte ursprünglich eine Kulturform einer in den wärmeren Ländern jetzt verbreiteten Futterpflanze der Teosinte *(Euchlaena)* sein.[142] Man hat namentlich in Amerika Bastarde zwischen ihr und dem Maise gezogen, die alle Übergänge lieferten. Seit Jahren im Berliner Garten angestellte Versuche mit Rückzüchtungen des Maises ergaben ästige gemischte Blütenstände und z. T. sogar in hohle Achsenstücke und hart werdende Spelzen eingeschlossene Früchte, also einen Rückschlag zur typischen Ausbildung der *May-*

Fig. 60. *Oenothera A rubrinervis, B* und *C nanella* in denselben Größenverhältnissen wie Fig. 63. (Nach De Vries.)

[141] Auch die neuesten Angaben „wildwachsenden" Maises haben sich als irrtümlich oder doch unkontrollierbar erwiesen.

[142] Ascherson, P., in Verh. Bot. Ver. Brandenb. XVII S. 80 (1875) in Sitzb. Naturf.-Freunde Berlin 1876, S. 160. — Baillon, in Bull. Soc. Linn. Paris 1877 S. 108, 125, 145. — Schumann, K., in Festschrift zu Aschersons 70. Geburtstage (Berlin, Gebr. Borntträger 1904) S. 137.

deae.[143] Daß der Mais trotz seines künstlichen Ursprungs als Vertreter einer eigenen Gattung aufgefaßt werden muß, unterliegt nach aller Auffassungen moderner Systematik keinem Zweifel.

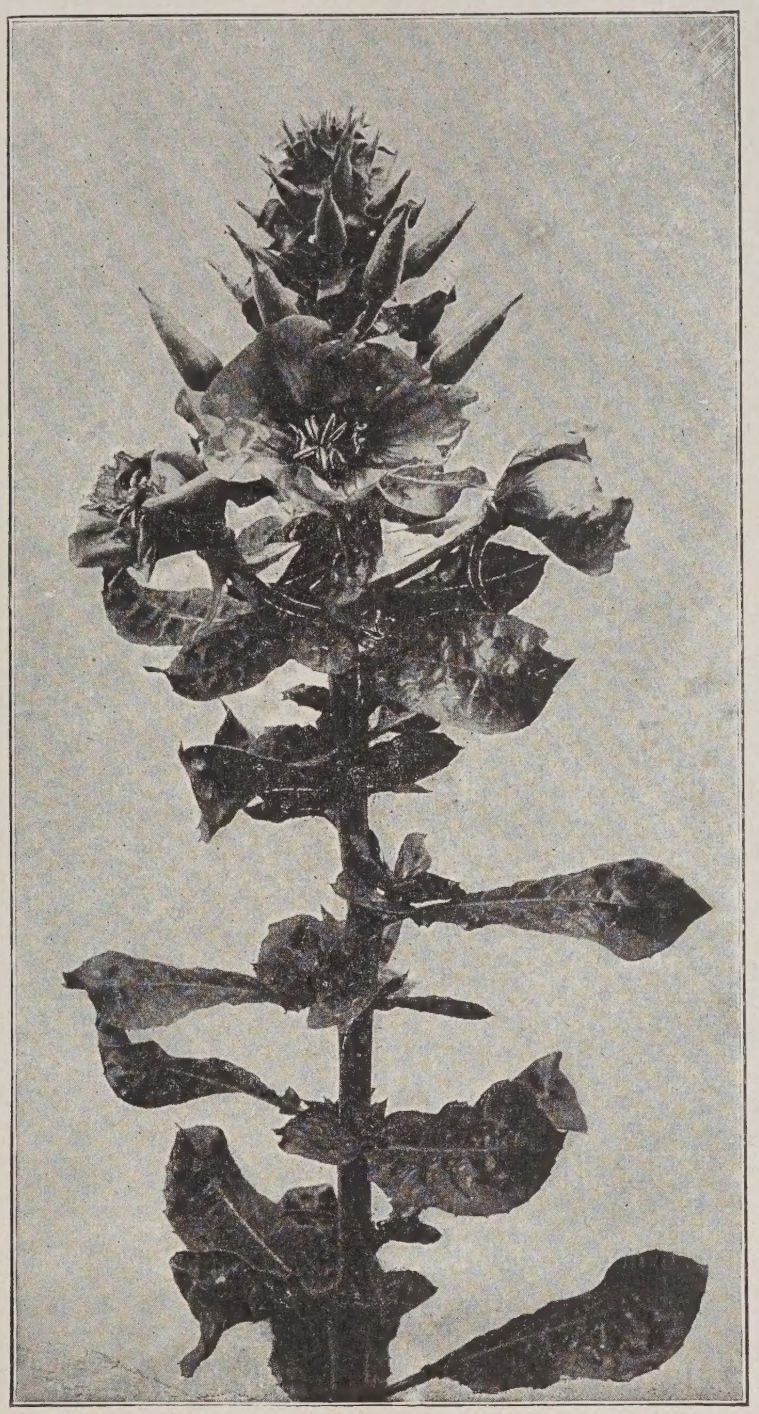


Fig. 61. Blütenstand von *Oenothera gigas.* (Nach De Vries.)

Da bei denjenigen **Formenkreisen,** die eine ruhige Entwicklung durchgemacht haben, der Wert der einzelnen Formen graduell ver-

---

[143] Graebner, P., Berichte Deutsche Bot. Gesellsch. XXX S. 4 ff., Doppelt. 1, 2 u. Textfig. (1912). — Ascherson u. Graebner, Synopsis der Mitteleurop. Flora. 2. Aufl. II. 1. S. 90 f.

schieden ist, so haben Ascherson und ich in unserer Synopsis[144] es für eine Forderung der Entwicklungsgeschichte und damit der modernen Systematik gehalten, bei der Gliederung vielgestaltiger Formenkreise nicht nur, wie es bisher meist üblich war, zwischen Gattungen, Arten und Varietäten zu scheiden, sondern neben der schon

Fig. 62. I Blütenstand der *Oenothera Lamarckiania*. II Blütenstand von *Oenothera nanella*. (Nach De Vries.)

früher angewandten Gliederung der Gattungen (Untergattungen, Sektionen, Subsektionen) auch eine solche der „Arten" vorzunehmen. Sehr nahe verwandte Arten, die aber sonst recht verschieden sind, fassen wir zu einer „Gesamtart" zusammen (so z. B. die beiden wildwachsenden Wald- und die Moschus- oder Zimmterdbeere). Eine Art kann dann in einige oder gar eine Anzahl von „Unterarten"

[144] Ascherson, P., u. Graebner, P., Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig und Berlin, 1896 ff.

zerfallen, d. h. in solche Formengruppen, die an sich durch ihre stark abweichenden Merkmale, abweichendes Vorkommen an anderen Standorten usw. in typischer Ausbildung den Eindruck gesonderter „Arten" machen, bei denen aber zweifelhafte Formen vorkommen, die die Grenzen zwischen ihnen nicht scharf erscheinen lassen, bei denen also gegenüber den echten Arten (vgl. unten bei Bastardierung) die Möglichkeit eines Zusammenfließens (Bildung eines nach beiden Richtungen variierenden vielgestaltigen Formenkreises) durch Berührung im Wohngebiete noch möglich erscheint oder aber in der Natur vorliegt (z. B. *Dianthus*). Beschränkt sich die Abänderung innerhalb eines bestimmten Wohngebietes (also Isolierung, s. oben) auf wenige Merkmale, so nennen wir die Form eine „Rasse". Alle minderwertigen Abänderungen haben kein eigenes Wohngebiet, die „Abart" tritt einzeln oder öfter auf und könnte bei Isolierung vielleicht zur Rasse werden. Die „Unterabart" ist eine solche, deren abweichende Merkmale (sehr oft nur eins) innerhalb der gewöhnlichen Variation der betr. Pflanze liegen, ohne daß eine Neigung zur Ausbildung einer konstant abändernden Form zu bemerken wäre. Interessant ist das Verhalten von „Spielarten" (Lusus, also Farbenabänderungen usw.)

Fig. 63. *Oenothera Lamarckiana.* (Nach De Vries.)

und „Mißbildungen“ (Monstrositäten), die meist sich nur als Unterabarten zeigen, also nur dem einzelnen Individuum eigen sind,

Fig. 64. Mais und Teosinte.
Unten rechts und links Blüten- und Fruchtstand des Maises; in der Mitte und oben rechts Blütenstände, oben links Frucht der Teosinte. (Zum Teil nach Hackel.)

aber doch hier und da sowohl in der Natur als auch durch künstliche Isolierung volle Selbständigkeit und Samenbeständigkeit (also Rassencharakter) erreichen können (vgl. weiter unten).

Bei all diesen neu entstandenen Formen ist das charakteristische:

Neue Merkmale, d. h. neue Merkmale gegenüber den Eltern, also je nach der Wichtigkeit der Variation einzelne neue Merkmale oder Eigenschaften oder deren mehrere bis zahlreiche, das letztere wäre also die Mutation mit absolut samenbeständiger Nachkommenschaft.

Ganz anders verhalten sich nun die Formen, die durch eine Kreuzbefruchtung, eine **Bastardbildung,** entstanden sind; bei denen also eine Bestäubung des Individuums durch ein anderes mit einem oder vielen abweichenden Merkmalen erfolgt ist. War bei der Kreuzung ein vom Typus abweichendes Individuum beteiligt, welches sich nur durch ein unwichtiges (minderwertiges) Merkmal unterschied, also eine Abart oder gar Unterabart, so geht dies Merkmal meist schon bei der Nachkommenschaft erster Generation völlig und spurlos verloren, so hinterlassen weißblühende Spielarten, stärker behaarte Formen usw. oft keine Spur mehr. Unter einjährigen Pflanzen treten sie oft hier und da auf, verschwinden aber, da das abweichende Merkmal von dem „dominierenden" des Typus vernichtet („aufgesogen" s. oben S. 105 bei *Oenothera*) wird.[145] Sind aber beide Merkmale, also etwa die farbigen und die weißen Blumenblätter, gleichwertige Merkmale, gibt es also nebeneinander auftretende verschiedene Formen (etwa verschiedenfarbige, kahle und behaarte usw.), so kombinieren sich die Merkmale im Bastarde in der ersten Generation. Eine Kreuzung der weißen Wunderblume *(Mirabilis)* mit rotblühenden ergibt eine rosablühende Pflanze. Werden von dieser letzteren nun wieder Samen geerntet, so erhält man daraus nur etwa zur Hälfte rosablühende, die übrigen sind zur Hälfte weiß, zur andern Hälfte rot, also den Erzeugern wieder gleich gestaltet (Mendel[146]) und bleiben auch in späteren Generationen so. Die rosablühenden liefern auch in den späteren Generationen die Bastardfarbe nur in dem genannten Verhältnis (50 %). In der Natur werden also dadurch solche zur Ursprungspflanze zurückschlagenden Formen in der schon nach einigen Generationen mächtig überwiegenden Zahl über die Bastardform siegen und selbst dann die ursprünglichen Formen stets wieder hervortreten lassen, wenn etwa eine Bastardpflanze an isoliertem Orte sich selbst vermehrt hatte, so erklärt sich z. B. auch wohl das in Mitteldeutschland so häufige gesellige Verkommen der *Anagallis arvensis* (Gauchheil, Blutstropfen) mit seiner blauen Rasse *coerulea* ohne oder mit nur wenigen Bastardpflanzen dazwischen. Für die Mendelsche Theorie, die auf dieser Tatsache aufgebaut ist, gibt es folgende Erklärung: In jeder Geschlechtszelle

[145] Näheres vgl. u. a. Giesenhagen, Befruchtung und Vererbung im Pflanzenr. 97.
[146] Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden in Verhandl. Naturw. Ver. Brünn (1866). Neuausgabe von Tschermak in Ostwald Klassiker Nr. 121 (1901).

des Bastardes (also in jeder Eizelle und jedem Pollenkern) ist nur die eine Eigenschaft, das eine Merkmal der beiden im Bastard kombinierten vertreten. Wird nun eine weibliche Geschlechtszelle mit dem Merkmal a durch eine männliche mit dem Merkmal b befruchtet, oder umgekehrt, so ergibt sich wieder der Bastard, geraten aber a mit a oder b mit b zusammen, entstehen die Stammformen; daher sind also nur 50 % der Nachkommenschaft wieder Bastarde und da die übrigen 50 % das andere Merkmal nicht mehr in sich besitzen, bleiben sie konstant. So lassen sich durch Kreuzung bestimmte, zufällig entstandene Merkmale auf andere Formen bei aufmerksamer Zuchtwahl übertragen oder kombinieren, wie die Versuche des amerikanischen Züchters Burbank mit der steinlosen Pflaume und dem dornlosen Feigenkaktus zeigen. Letzteren erzeugte er dadurch, daß er eine Pflanze ohne die großen Dornen und eine andere ohne die kleinen Blattpolsterdornen kreuzte und unter den zahlreichen Nachkommen die gewünschte Form auswählte.[147]

Diese Dinge ändern sich aber sofort, sobald nicht nur ein Merkmalspaar, wie es bei Abarten meist zu finden ist, sondern sowie mehrere bis zahlreiche Merkmale die kreuzenden Pflanzen unterscheiden, wenn also nicht einfache Abänderungen, sondern Mutationen, also etwa Rassen oder noch selbständigere Formen beteiligt sind. Hier lassen sich fast stets schon in der ersten Generation sehr verschiedenartige Formen unterscheiden und zwar solche, die in der äußeren Tracht und den in die Augen fallenden Merkmalen entweder genau in der Mitte und solche, die dem einen Erzeuger näher stehen. Die Merkmale erscheinen also verschieden kombiniert, auch innere und äußere Merkmale sind verschieden verteilt. — Sind die gekreuzten Pflanzen noch nahe miteinander verwandt, also etwa Rassen oder auch noch Unterarten, so liefern sie eine fruchtbare Nachkommenschaft, die, wenn sie in Gesellschaft beider Erzeuger am selben Standorte bleibt, die Grenzen zwischen den beiden nahe verwandten Formen verwischen kann, da fortwährende Rückkreuzungen stattfinden. Dadurch entstehen Übergangsformen zwischen zwei sonst gut geschiedenen Rassen mit z. T. eigenen Verbreitungsgebieten; Zwischenformen, die oft von den Schriftstellern wegen ihrer Fruchtbarkeit als „nichthybride“ bezeichnet werden. Werden diese Formen isoliert, so können sie, wie zahlreiche Züchtungen im botanischen Garten beweisen (*Geum*-Bastarde, zahlreiche Sommerblumen usw.), eine einer Mutation ähnliche konstante Nachkommenschaft lie-

[147] Für eingeschlechtliche Pflanzen vgl. bes. Correns, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907 u. a. Arbeiten. Erw. Baur u. a.

fern, die von der Mutation aber natürlich dadurch verschieden ist, daß kaum neue Merkmale hinzukommen, sondern nur die der Eltern gemischt sind. In der Natur dürften zahllose „konstante Zwischenformen" auf diese Weise entstanden sein.

Ist die Verwandtschaft beider Eltern nun aber keine so nahe mehr, resp. liegt die Zeit ihrer Trennung in der phylogenetischen Entwicklung weiter zurück und sind dadurch die trennenden Merkmale stark fixiert, handelt es sich also um gut geschiedene „Arten", so entstehen zwar in der letztbeschriebenen Weise noch Bastardformen mit meist verschieden kombinierten Merkmalen, aber je entfernter die Verwandtschaft, desto schwieriger scheint sich die Gruppierung der zu vererbenden Merkmale in den Geschlechtszellen zu gestalten, mit der Zunahme der Entfernung in der Verwandtschaft nimmt auch die Zahl solcher Geschlechtszellen (Eizellen und Pollenkörner) zu, die sich als nicht leistungsfähig erweisen, es nimmt also die Sterilität der Bastarde zu (vgl. Gaertner Pflanzenbastarde, Focke Pflanzenmischlinge). Zunächst wird noch eine verhältnismäßig große Zahl (ein größerer oder mittlerer Prozentsatz) fruchtbar bleiben, und bei samenreichen Gruppen wird noch eine genügende Menge von Nachkommenschaft entstehen können, die den Konkurrenzkampf mit den Arten aufzunehmen vermag, so können solche Bastarde sich selbständig erhalten und vermehren, zumal manche von ihnen, wie es bei geschlechtlich geschwächten Formen vielfach der Fall ist, sich durch besondere vegetative Üppigkeit auszeichnen (z. B. *Typha glauca*). Durch solche Bastardierung dürfte eine große Zahl unserer Brombeerformen entstanden sein, die ja in ihrer Mannigfaltigkeit der Schrecken der Floristen sind. In vielen Gegenden Deutschlands hat z. B. fast jede Lokalflora ihre eigenen „*Rubus*-Arten", die an den sich berührenden Grenzen ihrer Verbreitung oft zahlreiche Zwischenformen zeigen. Auch die *Circaea intermedia*, eines der Hexenkräuter, dürfte wie einige andere Arten ursprünglich hybriden Ursprungs *(C. alpina* × *Lutetiana)* sein, einen „Art gewordenen Bastard" darstellen. Daß die Brombeeren usw. zum Teil hybriden Ursprungs sind, wird außer aus der öfter wiederkehrenden Kombination der Merkmale aus der mangelhaften Fertilität, namentlich dem Fehlschlagen vieler Pollenkörner und Früchtchen geschlossen. Bei einer langen Fortpflanzungsreihe solcher ursprünglicher Hybriden geht dann auch die Eigenart der Bastarde verloren, nur ererbte Merkmale zu zeigen, es bilden sich ohne weitere Kreuzbefruchtung auch neue Merkmale aus, sie variieren dann ähnlich wie echte Arten; die Kulturen unserer Pensee-Stiefmütterchen, die ja ursprünglich Bastarde sind, zeigen das oftmals. Durch Isolierung

lassen sich auch hier, wenn auch oft mit vieler Mühe, konstante Formen erziehen (vgl. S. 101 und Wittrock, S. 103).

Je weiter die einzelnen Arten oder gar Gattungen in ihrer Verwandtschaft voneinander stehen, desto seltener wird im ganzen die Bastardbildung, desto mehr nimmt auch die Unfruchtbarkeit zu, so daß die meisten Artbastarde schon ganz oder fast steril sind, also keine Nachkommenschaft erzeugen können.

Die so viel erörterte Frage nach der Vererbungsmöglichkeit **erworbener**[148] **Eigenschaften** hat bisher keinerlei positive Resultate ergeben, es ist bisher nicht gelungen, irgendein Merkmal oder eine Eigenschaft, welche nicht vorher schon innerhalb der selbständigen Anpassungsfähigkeit der betreffenden Art gelegen hätte und die ein Individuum erst im Laufe seiner Entwicklung durch äußere Einflüsse sich erworben hat, erblich auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Eine weitere wichtige Form der Veränderlichkeit der Arten, bei der sowohl die allgemeine Variation (einschließlich der Mutation) fortbildungsfähiger Gruppen als die Beschränkung der Bastardbildung (resp. der Kreuzbefruchtung) eine Rolle spielt, ist der **Saisondimorphismus** (Fig. 57, 58, S. 116), den namentlich R. v. Wettstein[149] in mehreren seiner vortrefflichen Arbeiten, sowohl in der freien Natur als auch experimentell geprüft hat. Namentlich Augentrost *(Euphrasia*[150]) und die einjährigen Enzian-*(Gentiana-)*Arten hat er zu diesen Studien benutzt. Er zeigte, daß diese vielgestaltigen Formenkreise die Fähigkeit haben, sich in ihrer Entwicklungszeit und damit in der Tracht den eigenartigen Verhältnissen ihres Standortes anzupassen. Wo der Standort es ihnen erlaubt, strecken sie bereits im Frühjahr ihre Stengelglieder, erzeugen frühzeitig ihre Blütenstände und blühen früh, bleiben dabei wenig verzweigt oder unverzweigt. Läßt der Standort diese frühzeitige Entwickelung aus irgendeinem Grunde nicht zu (künstlich läßt sich dies z. B. durch die Mahd der Wiesen erzielen), entwickeln die Pflanzen zunächst eine kräftigere Grundblattrosette, aus der dann später (nach der Mahd z. B.) mehrere Stengel aufsprießen; es entsteht die spätblühende Form. Schon durch die regelmäßige Mahd der Wiesen usw. können also an solchen Stellen alle sich früh entwickelnden Formen am Standorte ausgemerzt werden, da sie ja nicht mehr an der Befruchtung und Früchtebildung teilnehmen können, so daß also die spät sich entwickelnden gewissermaßen

---

[148] D. h. natürlich im Laufe des Lebens erst erworbener Eigenschaften.

[149] Wettstein, R. von, Untersuchungen über den Saisondimorphismus der Pflanzen in Sitzungsber. K. K. Akademie Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. 1900.

[150] Monographie der Gattung Euphrasia. Leipzig 1896.

isoliert werden. Andrerseits werden an Standorten mit schlechten Vegetationsverhältnissen im Spätsommer (Hochwasser, hohe Lagen mit Frühschnee usw.) alle spätblühenden Formen verschwinden. Durch solche Isolierung können naturgemäß zunächst früh- und spätblühende Rassen, dann schließlich auch Arten entstehen.

Eine Isolierung einmal durch sprungweise oder allmähliche Variation entstandener Formen geschieht auch durch die **Parthenogenesis** (Jungfernzeugung) oder durch konstante Selbstbestäubung. Dadurch, daß Pflanzen imstande sind, keimfähige Samen ohne Befruchtung der Eizelle zu bilden, oder, daß stets (etwa in kleistogamischen Blüten) Selbstbestäubung eintritt, ist die Einwirkung anderer Pflanzen auf die einmal entstandene Form ausgeschlossen. Nach neueren Untersuchungen namentlich skandinavischer Forscher[151]) erreichen dadurch besonders die Habichtskräuter *(Hieracium)*, Löwenzahn *(Taraxacum)* u. a. eine große Formenmannigfaltigkeit. Wenn bei ihnen auch eine Fremdbestäubung (Bastarbildung) nicht ausgeschlossen ist, kommt sie doch verhältnismäßig selten zustande, von *Hieracium* sind allein aus Skandinavien über 1000 „Arten" beschrieben worden. Ihnen schließt sich z. B. auch der Frauenmantel *(Alchimilla)* an, von dem Buser[152] besonders aus den Alpen zahlreiche Formen, die sich auch in der Kultur als ganz konstant erweisen, beschrieben hat.

Ganz besonderes Interesse für die Vorgänge bei der Vererbung und der Veränderlichkeit der Pflanzen liefert ein Versuch von Wettstein[153] über **Knospenvariation**. Die Knospenvariationen, d. h. die Erscheinung, daß an sonst ganz normalen Pflanzen plötzlich Triebe auftreten, die in irgendeinem Merkmale abweichen und meist auch abweichend bleiben, sind oft sehr veränderungsfähig, oft bleibt das Merkmal (etwa Blattfärbung, Blattform usw.) nicht einmal an dem Zweige, der aus der variierenden Knospe aufwuchs, konstant; er ändert wieder zum Typus ab. Mitunter, und das wird gärtnerisch benutzt, läßt sich der abgeänderte Sproß durch vegetative Vermehrung (Steckling, Veredlung) in seinen Merkmalen erhalten. Wettstein sah nun an einer Pflanze von normalem *Sedum reflexum*, an dem plötzlich ein ganz kurzer verbänderter (hahnenkammartiger) Sproß entstanden war,

[151] Murbeck, Sv. in Bot. Notiser 1897 S. 273. — Parthen. Embr. Gatt. Alchem. in Act. reg. phys. Lund. XI (1901) vgl. Lunds Univ. of rsskr. XXXVI (1901). — Ostenfeld u. Raunkiaer, Kastreringsf. Hierac. ander. Cich. in Bot. Tidssk. XXV. (1903).

[152] Buser, verschiedene Arbeiten vgl. in Ascherson u. Graebner, Synopsis. Bd. VI. 1. S. 385 ff.

[153] Die Erblichkeit der Merkmale von Knospenvariationen in Festschrift zu Aschersons 70. Geburtstag. 509 ff.

daß dieser von der Ursprungspflanze, die normal blieb, getrennt, nicht nur durch Teilung sich beliebig vegetativ vermehren ließ und verbändert blieb, sondern, daß auch (nach Isolierung der verbänderten Pflanzen) die von ihm gewonnenen Samen bereits in der ersten Generation einen sehr hohen Prozentsatz (60 %) verbänderter Pflanzen lieferten. Da auch die folgende Generation einen noch höheren Prozentsatz (92 %) lieferte, so schließt Wettstein, „daß sich die Eigentümlichkeiten einer solchen Knospenmutation zum mindesten bis zur 3. Generation bei Ausschluß der Fremdbestäubung als in hohem Maße erblich konstant zeigen können".

Diese Versuche sind besonders deshalb wichtig, weil die auch geschlechtlich eine konstante Nachkommenschaft liefernde Pflanze nicht aus einer Eizelle, sondern lediglich aus einer vegetativ durch einfache Sprossung entstandenen Knospe hervorging. Sie zeigen, daß es falsch ist, irgendeine Form der Veränderlichkeit zur Erklärung zu verallgemeinern, daß eben nicht nur auf geschlechtlichem Wege entstandene Mutationen bei Isolierung konstante Nachkommenschaft liefern können, daß auch aus den einfachsten Abänderungen (Unterabarten, Farben- u. a. -Spielarten, Monstrositäten usw.), die fast alle in der Natur individuell erscheinen und mit dem Tode des Individuums meist wieder verschwinden, unter Umständen bei Isolierungen ähnlich konstante Nachkommenschaft entstehen kann, ja daß selbst vegetativ gebildete Abänderungen solche Folgen haben können. Neuere Versuche (Baur usw.) haben gelehrt, daß scheinbar unwichtige Merkmale durch Fortzüchtung einer Kreuzung der betreffenden Pflanze mit dem Typus durch mehrere Generationen (F_2-, F_3- usw. Generation) festgehalten werden können. Alle Gesetzmäßigkeit bei der Vererbung stimmt nur für bestimmte Gruppen von Pflanzen und bestimmte Grade der Verwandtschaft.

Wie schon oben bemerkt wurde, wird naturgemäß eine Flora, je länger die Entwicklung ungestört durch geologische oder klimatische Änderungen fortgeschritten ist, desto reicher an nahe verwandten Formen sein. Ist die ungestörte Entwicklungsperiode lang, so werden nicht nur zwischen den Arten, sondern auch zwischen den Gattungen sich Zwischenformen (Übergänge) finden. Wenn wir z. B. sehen, daß in Zentral-China[154] zwischen Gattungen, die auch bei uns vorkommen, aber stets sehr gut und scharf nicht nur untereinander, sondern auch innerhalb der Sektionen geschieden sind, Übergangsformen vorhanden sind, die die Grenzen der Gattungen zu verwischen scheinen, so müssen wir daraus schließen, daß sich dort ein Entwicklungs-

[154] Vgl. Diels in Engl. Botan. Jahrb. XXIX (1901), XXXVI Beibl. (1905).

zentrum der betreffenden Gruppen (Gattungen usw.) befand, daß dort seit langer Zeit, vielleicht seit der Tertiärperiode, keine Verschiebung stattgefunden hat; denn hätten die Pflanzen nennenswert wandern müssen, wären unbedingt Zwischenglieder verlorengegangen, und schließlich ergibt sich, daß diese Gattungen (wenigstens zum größten Teile) von dort zu uns in einigen Formenkreisen gewandert sind, die zumeist neue Arten und Formen ausgebildet haben. Es finden sich Zwischenformen zwischen dem Steinbrech *(Saxifraga)* und dem recht unähnlichen Milzkraut *(Chrysosplenium)*, zwischen der Primel *(Primula)* und *Androsaces*, zwischen dem Enzian *(Gentiana)* und *Sweertia*, zwischen der Heckenkirsche *(Lonicera)* und dem kleinen Zwergstrauche *Linnaea (Kolkwitzia)* und viele andere.

Begegnet uns dagegen das Bild, daß wir von einem oder einigen Teilen einer Gattung, die sonst auf der Erde noch andere stärker abweichende, nicht näher verwandte Gruppen zeigt, in einem bestimmten Lande (Gebirge usw.) einen schier unübersehbaren Formenschwarm nahe verwandter Abänderungen treffen, wie wir es oben beim Habichtskraut *(Hieracium)*, bei den Brombeeren *(Rubus)* usw. beobachteten, so können diese Gruppen erst seit geologisch sehr kurzer Zeit hier ungestört ihre Entwicklung durchgemacht haben. Je schärfer gegliedert aber solch ein Formenkreis erscheint, je mehr seine einzelnen Gruppen sich den verschiedensten Standorts- und klimatischen Verhältnissen (etwa in einem Hochgebirge) angepaßt und dadurch die verschiedenartigste Tracht angenommen haben, desto weiter wird die Einwanderung an dieser Stelle zurückliegen (vgl. auch oben S. 14f., Epharmose). Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung die Familie der Baldriangewächse *(Valerianaceae)*, der sich mit ähnlicher Verbreitung und Veränderlichkeit einige andere Familien anschließen, die schon in der Tertiärperiode verbreitet waren (vgl. oben S. 78). Die Familie hat eine Anzahl sehr gut und scharf geschiedener, durch vortreffliche Blüten- usw. Merkmale getrennte Gattungen ausgebildet, die die verschiedenen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre bewohnen. Über alle diese Florengebiete begleitet die anderen Gattungen die größte von ihnen; die über 200 Arten umfassende *Valeriana* ist nicht nur über alle Länder der nördlichen Halbkugel verbreitet, sondern hat die S. 78 erwähnte Brücke der Anden benutzt und ist über Mittel- nach Südamerika gewandert und hat dort ein neues Verbreitungs- resp. Entwicklungszentrum gefunden.[155] In den tropischen Teilen finden sich hohe krautige Arten, die denen anderer Länder z. T. sehr verwandt sind, in den Gebirgen werden die Formen,

[155] Graebner in Engl. Botan. Jahrb. XXXVII, 464 ff. (1906).

je höher man steigt, desto eigenartiger und verschiedenartiger. Schon im tropischen Walde werden einige holzig, strauchig und gleich unserem Jelängerjelieber *(Caprifolium)* winden sie im Gesträuch; im Gebirge werden die Sträucher z. T. auffällig den *Rhododendron*-Arten ähnlich, wie etwa *Phuodendron*, und auch schmalblättrigeren anderen kleinen Sträuchern z. B. unsern subalpinen Weiden. Die Kräuter jener Region ahmen z. T. in fabelhafter Ähnlichkeit eine Reihe unserer Felsen- und Geröllpflanzen nach, selbst farnähnliche Formen finden sich. Aber noch muß fast alles dies der Gattung *Valeriana* zugerechnet werden, so ungeheuer verschieden die Pflanzen auch untereinander sind; hätte man nicht die fast völlig übereinstimmenden Blüten, man würde schon hier bei vielen die Verwandtschaft nicht mehr erkennen, nur das alpenrosenähnliche *Phuodendron* läßt sich schon trennen. Im Hochgebirge werden die Formen noch mannigfaltiger. *Valeriana* selbst wird immer kleiner, die Sträucher werden kleinem Buchsbaum oder erikenähnlich; unter den Krautgewächsen beginnt immer mehr die Polsterform zu herrschen; grundständige Blätter sind in dichten Rasen oder Rosetten zusammengedrängt, die Blüten oft dazwischensitzend, öfter mit fast stecknadelartig verlängerter Kronenröhre strecken sie nur den Saum der Blumenkrone aus den Blättern heraus *(Belonanthus)*, während die Fruchtknoten geschützt im Grunde stecken, bei den interessanten Stangeen (Fig. 65) sind die gedrängten Blüten wie die des Blumenkohls von den Laubblättern schützend umhüllt. Andere bilden mit dichtgedrängten Rosetten kleiner schuppenartiger Blätter dichte harte Rosetten *(Aretiastrum)*, die den von den Kerguelen (s. dies.) abgebildeten ganz

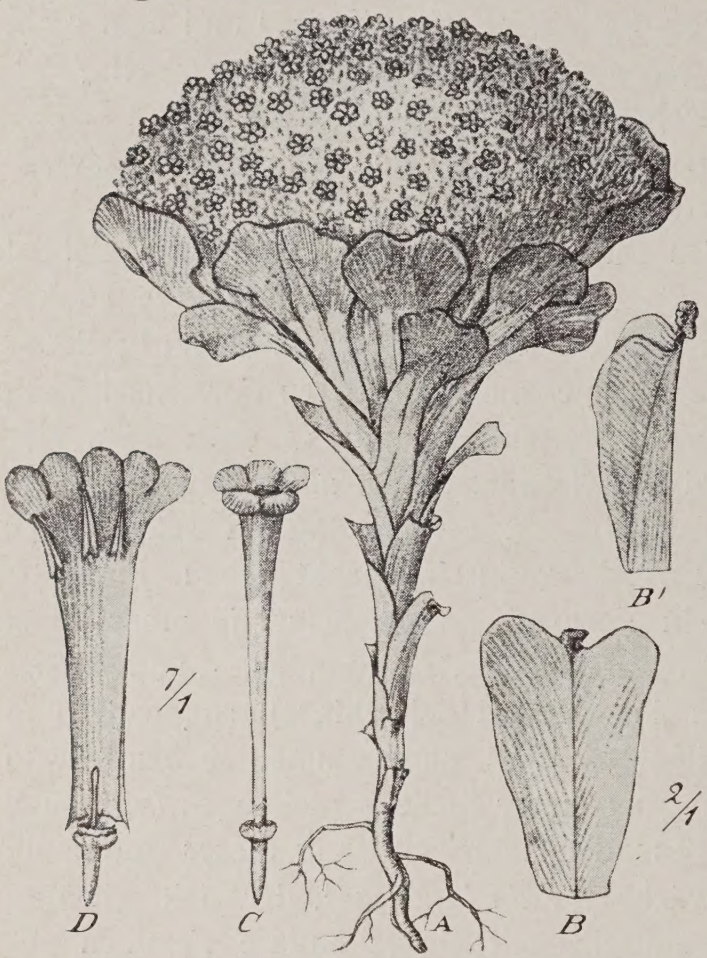


Fig. 65. Merkwürdiger Baldrian der höchsten Anden von Peru *(Stangea Henrici)*. (Nach Weberbauer.)

Ficus Bengalensis im Botanischen Garten in Peradeniya auf Ceylon (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Caryota urens in Ost-Indien (Phot. G. Leuzinger; Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

anderer Familien und manchen Steinbrecharten europäischer und orientalischer Gebirge äußerlich gleichen. Die Blütenmerkmale sind im Vergleich zu vielen andern Familien noch immer ziemlich unbedeutend, aber die Tracht ist so eigenartig und verschieden, daß wohl kaum eine andere Familie an Mannigfaltigkeit ähnliches aufzuweisen hat; die genannten Formen sind nur eine Auswahl aus der großen Zahl (vgl. auch unten Andines Gebiet).

Die Kenntnis und das genaue Studium der lebenden Pflanzenwelt in den einzelnen Erdteilen und Länderstrichen geben uns ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung der Familien, den größeren und kleineren Gruppen. Die moderne Systematik ist aufgebaut[156] auf all diesen neueren Studien der Verwandtschaftsverhältnisse. Sie hört damit auf für jeden, der etwas tiefer eingedrungen ist, eine trockene Aufzählung, ein Gedächtniskram, zu sein.[157] Zahlreiche monographische Bearbeitungen von Familien und wichtigen Gattungen liegen vor, die, soweit sie die Verhältnisse bis ins einzelne verfolgen,[158] uns einen Einblick gestatten in die Entwicklungsgeschichte der betr. Gruppe, ihre Entwicklungszentren usw. Vgl. darüber näheres S. 13.

Die Entwicklung des Pflanzenreiches nach fossilen Resten und nach der Kenntnis der heutigen Verbreitung, Verwandtschaft und Veränderlichkeit der Formenkreise hat uns gezeigt, daß bei den „alten Typen“ (s. S. 75), den Überbleibseln aus früheren Erdperioden, die sich in der Mehrzahl heute nur noch wenig veränderlich zeigen, in den Geschlechtsorganen, also in der Blüte usw., die Zahl- und Formverhältnisse sehr veränderlich sind, daß nahe verwandte Formen in dieser Beziehung stark voneinander abweichen, weil eben jene Organe damals noch nicht zu einer Konstanz gediehen waren. Öfter wechseln die Zahlen (der Fruchtblätter, Staubfäden usw.) an einer Pflanze sehr erheblich. Meist sind diese alten Gruppen an bestimmte Standorte gebunden (wie unter den Eisamenlappigen die fast über die ganze Erde verbreiteten Rohrkolben, *Typha*, nur Sumpfbewohner sind), oft sogar an ganz bestimmte Klimate (Mammutbaum, Sumpfzypresse usw.). Die ganze Fortentwicklung des Pflanzenreiches drängt zur Fixierung von Zahl und Form innerhalb der Blüten, und der Erfolg sind die großen jetzt noch in lebhafter Weiterentwicklung begriffenen Familien, die eine große, oft verwirrend große Zahl von

---

[156] Vgl. Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien. 6. Aufl. 1909 usw. mit E. Gilg 10. Aufl. 1924.

[157] Graebner, Botanische Systematik und Pflanzengeographie einst und jetzt. Pädagogisches Archiv 1910, 39 ff.

[158] Vgl. z. B. Loesener, Th. Monographia Aquifoliacearum. Halle, I. 1901; II. 1908.

Arten ausgegliedert haben, bei denen aber die Übereinstimmung in der Blüten- und Fruchtbildung und öfter auch in der Ausbildung der Blütenstände so weit geht, daß es schwer ist, in diese Formenkreise eine natürliche Gliederung zu bringen, Gattungen abzugrenzen, und daß oft subtile Merkmale dazu angewandt werden müssen. So haben bei der wohl viel über 13000 Arten (bei engem Artbegriff sehr viel mehr) umfassenden Familie der Körbchenblütler *(Compositae)* mit Ausnahme einiger abnormer Gruppen alle Gattungen in blütenähnliche Köpfe vereinigte Blütenstände mit Blüten, die einen unterständigen aus zwei Fruchtblättern verwachsenen Fruchtknoten mit nur einer umgewendeten aufsteigenden Samenanlage, fünf röhrenförmig verwachsene Blumenblätter, fünf Staubblätter, bei denen die Staubfäden getrennt, die Staubbeutel aber zu einer Röhre verbunden sind, durch die der Griffel, der zwei Narben trägt, hindurchragt usw. Ähnlich gleichartig gebaut sind die Umbelliferen und unter den Monokotyledonen die Orchideen (etwa 25000) usw. In den modernen Systemen (vgl. Engler a. a. O.) werden deshalb die Familien, bei denen Zahl und Form schwankt, also die phylogenetisch ältesten an den Anfang, diejenigen, bei denen dagegen die strenge Fixierung eingetreten ist, an den Schluß der großen Formenreihen gebracht. Die Formenreihen unter sich sind, soweit sich direkte Beziehungen nicht mehr nachweisen lassen, nach gleichen Grundsätzen geordnet.

Die Kenntnis der systematischen Verwandtschaft läßt uns also wichtige Eindrücke tun in die **geologische Vergangenheit** eines Gebietes oder Erdteiles, auch soweit diese nicht durch fossile Funde belegt ist.

Ist eine Flora, wie z. B. die Australiens, durch eine große Zahl ganz eigenartiger Pflanzen resp. Formenkreise ausgezeichnet, die zum großen Teile in keinem irgendwie näheren Verwandtschaftsverhältnisse mit den Formen anderer Länder stehen, so ist anzunehmen, daß das betr. Gebiet seit langer Zeit isoliert war, daß seit langer Zeit keine Landverbindung mit anderen Teilen mehr bestand, daß die Flora sich selbständig ohne fremde Zuwanderung entwickeln konnte und mußte. Besonderes Interesse bieten in dieser Beziehung die Inselfloren[159] an Orten, die weit von den Kontinenten getrennt im Meere liegen. Diese enthalten eine Anzahl Typen, die augenscheinlich von den nächsten Kontinenten stammen und die nicht oder kaum verändert auf den Inseln wachsen, das sind Pflanzen, deren Samen usw. durch Meeresströmungen (Fig. 66), durch Vögel oder durch den Wind oder schließlich auch durch den Menschen

[159] Vgl. oben S. 11 ff. die Literatur usw.

eingeführt worden sind. Sind nur solche vorhanden, so ist die Insel erst in jüngerer Zeit besiedelt worden, entweder ist sie überhaupt geologisch jung oder ihre Vegetationsdecke wurde durch vulkanische Tätigkeit usw. zerstört (z. B. die Krakatau-Ausbrüche).

Wir sahen, daß die alten Typen meist nur eine geringe Variationsfähigkeit besitzen, daß sie meist auch bezüglich der Standorts- und klimatischen Verhältnisse eine sehr geringe Plastizität haben. Da sie sich also veränderten Standortsbedingungen nicht anpassen können, sind sie nur an ganz bestimmte Standorte gebunden, und ihre Wande-

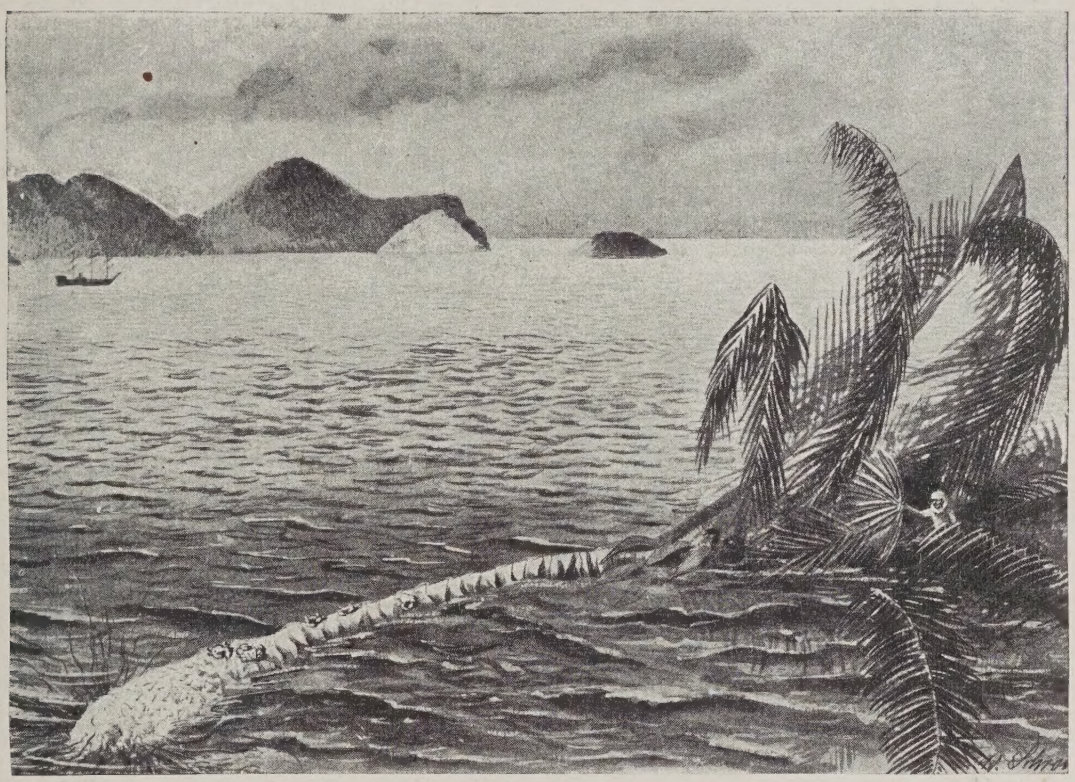


Fig. 66. Auf hoher See treibende Palme als Verbreitungsmittel für Früchte, Samen und Tiere (auf dem Stamm z. B. sind Tiere sichtbar). (Nach Schnee.)

rungen sind infolgedessen sehr gering, oder die Pflanzen zeigen sich überhaupt nur auf ein ganz **kleines Wohngebiet** beschränkt. Wir kennen Arten, die man überhaupt nur an einzelnen bis wenigen Standorten kennt oder die nur in einem Tale, auf einem Berge oder einer Insel vorkommen und doch allen Nächstverwandten recht fernstehen. So wächst *Statice arborescens* nur auf einer kleinen Felseninsel bei Teneriffa, die charakteristische Zygophyllacee *Fagonia latifolia* nur auf einem Berge bei Cairo, *Cytisus nubigenus* mit noch 18 anderen Arten auf dem Pik von Teneriffa. Der Grund für die beschränkte Verbreitung ist meist, daß die Verbreitungsmittel der betr. Pflanzen derartig sind, daß sie ihnen gesetzte Schranken nicht zu überschreiten

vermögen, Schranken, die sich zwischen den jetzigen Fundorten und etwa noch geeigneten Plätzen oder Gebieten finden. Je wählerischer die Pflanze in bezug auf Standort und Klima ist, desto schwieriger ist natürlich das Überschreiten irgendwelcher Schranken. Solche Schranken sind in erster Linie Meere und hohe Gebirge (vgl. S. 73), dann auch Steppen, Wüsten usw. Stellen die Pflanzen an die Standorte ganz bestimmte Ansprüche resp. gedeihen sie nur unter bestimmten Ver-

Fig. 67. Die tierfangende *Aldrovandia vesiculosa*.
(Original in Graebner, Pflanzenwelt.)

hältnissen, so ist, wenn anders die Verbreitungsmittel ausreichen (oder die Pflanze früher verbreiteter war), die Folge eine disjunkte Verbreitung. Wohl das beste Beispiel hierfür ist die interessante tierfangende, außerordentlich schwer kultivierbare Wasserpflanze *Aldrovandia vesiculosa* (Fig. 67). Außer an einigen Fundorten in Deutschland, Frankreich, Südtirol, Oberitalien, Ungarn, Rumänien, Litauen und Südrußland, findet sie sich in Ostindien, Ostasien, Australien und Zentralafrika, hier überall an einzelnen durch riesige Entfernungen getrennten Orten. Eine der größten Seggen Deutschlands, *Carex aristata,* wächst in wenig verschiedenen Rassen an wenigen

Fundorten im östlichen Deutschland und westlichen Rußland, in einer vierten Rasse im europäischen Rußland und in Dahurien, in einer fünften in Nordamerika.

Je weniger wählerisch die Pflanzen in bezug auf die Standorte sind, desto dichter rücken die Standorte zusammen, desto mehr sind die Pflanzen in einem Gebiete verbreitet. Die größte Mehrzahl der Arten zeigt ganz bestimmte Abhängigkeit von klimatischen Verhältnissen. In dem Gebiete, wo diese am günstigsten für eine Art sind, wird dieselbe in bezug auf den Standort am wenigsten wählerisch sein, man wird sie an vielen Orten treffen, die halbwegs geeignet erscheinen, die Pflanze hat dort ihre kompakte Verbreitung (s. S. 98). Hier sind die betr. Arten, wie z. B. die Heidepflanzen, oft auf den verschiedensten Böden, schweren und leichten, und unter den verschiedensten Feuchtigkeitsgraden des Standortes zu finden, oft auch im Walde wie im Freien. Verläßt man aber dies Gebiet günstigster klimatischer Verhältnisse, so werden die Standorte spärlicher, und nur ganz bestimmte Lagen, Böden, Feuchtigkeit usw. werden von der Art bewohnt; so lebt das Heidekraut außerhalb der Heidegebiete auf den sandigen, ziemlich trockenen Böden und schließlich nur noch im Schutze der Kiefern. Die feuchtigkeitsliebenden Heidepflanzen ziehen sich auf die in den trockenen Gebieten immer seltener werdenden Hochmoore zurück. Wird dann schließlich irgendeiner der klimatischen Faktoren, bei den Heidepflanzen z. B. die geringe Niederschlagsmenge, bei anderen die zunehmende Winterkälte usw., zu stark hindernd bemerkbar, so beginnt die Pflanze ganz zu fehlen, sie erreicht die absolute Grenze ihrer Verbreitung. So etwas läßt sich beispielsweise auch bei unseren Laubbäumen konstatieren: die Kiefer und Fichte, die in großen Teilen Deutschlands Wälder bildeten, kamen zwar sicher auch im Gebiete des nordwestdeutschen Flachlandes urwüchsig wild vor, bildeten dort aber keine Bestände; einzeln oder in Trupps locker zerstreut wuchsen sie auf. Da sie beim lockeren Sande eine größere Krone besitzen als im Walde, also mehr arbeitende Blattfläche, können sie so ohne Schaden, die ihnen schon nicht mehr ganz zusagenden Boden- und klimatischen Verhältnisse ertragen. Erst menschliche Arbeit (Forstkultur) hat sie dort künstlich zu Wäldern vereinigt, die eben auch Schädigungen genug zeigen.[160]

Je plastischer eine Art gegenüber den ökologischen Faktoren (s.

[160] Graebner, P., Handbuch der Heidekultur (mit O. v. Bentheim) Leipzig 1904. Die Pflanzenwelt Deutschlands Leipzig 1909; Die Heide Norddeutschlands. 2. Aufl. (mit F. Erdmann) Leipzig 1925.

unten) ist, d. h. je mehr sie unter verschieden warmen und verschieden feuchten Klimaten leben kann, resp. auch je mehr sie sich feuchten und trockenen, nahrstoffreichen und nahrstoffarmen, leichten und schweren Böden anzupassen vermag, desto mehr sind bei ihr die Vorbedingungen für das Bewohnen eines **großen Wohngebietes** gegeben. Dem Gärtner sind die wenig plastischen Arten (viele Capensische Eriken, Australische Pflanzen, aber auch viele Gebirgspflanzen, Heidepflanzen usw.) als solche bekannt, die sich schwer in Gärten kultivieren lassen; die geringste Unaufmerksamkeit, das geringste Abweichen von ihren normalen Vegetationsbedingungen, führt bei vielen unbedingt den Tod herbei, gewisse Organe (namentlich die Wurzeln) versagen plötzlich ihre Arbeit. Je „leichter" kultivierbar eine Pflanze ist, desto weniger sorgsam braucht sie behandelt zu werden, desto mehr verträgt sie Schwankungen der einzelnen Faktoren. Aber auch diese sind oft noch gegen einen bestimmten Faktor (Kälte, zu große Feuchtigkeit usw.) empfindlich. Je weniger Faktoren in ihren extremeren Formen eine Art zu töten vermögen, desto weiter kann sie naturgemäß verbreitet sein. In den wärmsten Gebieten der Erde gibt es eine große Zahl von Arten (mehrere Hundert), die rings um die Erde verbreitet sind; diese sind also nur gegen die Winterkälte der extratropischen Zonen empfindlich. Weit geringer ist die Zahl derjenigen, die zugleich auch den kühleren Klimaten eigentümlich sind; die meisten von diesen sind namentlich, soweit es Blütenpflanzen sind, dem Menschen oder seinen Verkehrsmitteln gefolgt, also nicht ursprünglich. Aber es gibt auch einige, die sich selbständig wenigstens über einen großen Teil der Erdoberfläche verbreitet haben. Solche Arten sind z. B. der Adlerfarn *(Pteridium aquilinum)*, das einjährige Gras *Poa annua*, welches in kalten Klimaten und hohen Gebirgen ausdauernd wird, einige Laichkrautgewächse (besonders *Potamogeton pusillus*) usw. Einige Arten bewohnen die kühleren Teile der beiden Erdhälften und finden sich in den Tropen nur in höheren Gebirgen,[161] hier und da auch in etwas abweichenden, aber nahe verwandten Formen. Besonders weit verbreitet sind der Bärlapp *(Lycopodium clavatum)*, unser gemeiner Löwenzahn *(Taraxacum)* usw.[162] Besonderes Interesse beanspruchen wegen ihrer Anpassungsfähigkeit diejenigen heimischen Arten, die auch zu ständigen Bewohnern der warmen Gewächshäuser geworden sind, dort ihren ganzen Lebenslauf von der Keimung bis zur Fruchtreife durch-

[161] Engler, A., Polymorphe Pflanzentypen der nördlich gemäßigten Zone. Festschrift zu Aschersons 70. Geburtstag. 552 ff.

[162] Vgl. Graebner, P., in W. Schönichen, Der biologische Lehrausflug.

machen, es sind dies nur wenige, so *Poa annua, Cardamine hirsuta, Oxalis corniculata.*[163]

Nicht allein die Empfindlichkeit gegen klimatische usw. Faktoren zwingt die größte Mehrzahl aller Arten zum Bewohnen nur bestimmter beschränkter Gebiete (selbst die Zahl derjenigen, die gleichmäßig einen oder mehrere Kontinente bewohnen, ist nicht sehr groß), sondern die oben erwähnten **Schranken** (S. 77) sind es, die sie begrenzen. Gelingt es ihnen auf irgendeine Weise diese Schranken zu überschreiten, so vermögen sie ihr Wohngebiet bald stark zu vergrößern. Die noch jetzt beobachteten Wanderungen zeigen uns dies alljährlich. Unter den mehr oder weniger plastischen, d. h. anpassungsfähigen Arten sind die besonders bevorzugt, die man als zählebige bezeichnen kann, Arten, deren Induviduen von sehr langer Lebensdauer und schier unbegrenzt teilbar sind, deren Stücke oft ohne Schaden weite Transporte ertragen können und an jedem geeigneten Orte Fuß zu fassen vermögen. Durch den Menschen wurden über die weiten Schranken der Meere oder Kontinente z. B. die amerikanische Wasserpest (*Helodea Canadensis*, Fig. 68) und der südostasiatische[164] Kalmus (*Acorus calamus*) zu uns nach Europa gebracht. Von beiden hat man bei uns bisher nie eine Frucht beobachtet. Die weitere Verbreitung von Wasserlauf zu Wasserlauf, von Gebiet zu Gebiet, geschah namentlich bei der Wasserpest auf natürlichem Wege durch schwimmende Teile und durch die Wasservögel, die lebende Kalmusgrundachse wanderte (namentlich durch die Mönche) von Hand zu Hand. Wohl selbständig verbreitet hat sich über fast die ganze Erde das häufigste Moos unserer Wälder besonders der Nadelwälder (*Hypnum [Pleurozium] Schreberi*), welches den Boden meist mit dichtem Teppich bedeckt, welches selten Sporen erzeugt, aber aus jedem auffliegenden Zweigstückchen (Moose können ja ohne Schaden lufttrocken werden) eine neue Siedelung, einen großen Bestand bilden kann. Die letzte Eigenschaft, große Flächen zu okkupieren, hat es mit dem gleichfalls allenthalben auftretenden Adlerfarn (s. oben) gemeinsam.

Die Meere werden von manchen Tropenfrüchten überschwommen, so daß sie für einige Arten keine unübersteigliche Schranke bilden (Fig. 66), von Pflanzen der gemäßigten und kälteren Zonen ist das aber nicht bekannt. Die Früchte müssen einen außerordentlich guten Schutz gegen das eindringende Seewasser haben und müssen leicht

---

[163] Vgl. auch Höck, Fern., Allerweltspflanzen in unserer heimischen Flora. Beih. Botan. Centralbl. XVIII und die dort S. 394 zitierten Jahrgänge.

[164] Vgl. Ascherson, P., in Kirchner, Schröter, Loew, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen. I. 2.

Fig. 68. Wasserpest (*Helodea Canadensis*). (Nach Migula.)

schwimmen, soll das Meer sie verbreiten (Kokosnüsse). Die meisten werden aber durch das Salzwasser sehr bald vernichtet und verlieren, auch wenn sie weiterschwimmen, ihre Keimfähigkeit. Im toten Zustande werden viele Pflanzenteile weit verbreitet, ohne daß das Wohngebiet ihrer Stammpflanze dadurch vergrößert würde. Selbst an den arktischen Küsten, in Nowaja Semlja usw., hat man zahlreiche tropische Früchte in der „Drift" gefunden. Die merkwürdigen Früchte der „Doppelten Kokosnuß", die man ja in jedem Museum und in den Naturalienhandlungen findet, kannte man lange vor der nur auf den Seychellen heimischen Mutterpflanze, der Palme *Lodoicea Seychellarum*. Vögel dürften nicht selten die Übertrager gewesen sein oder noch sein. Bei ihrer Fähigkeit, in kurzer Zeit oft ansehnliche Entfernungen zurückzulegen, müssen sie ein mächtiger Faktor bei dem Überschreiten von Pflanzengrenzen sein. Wenn von der gesamten Familie der Cactaceen außerhalb Amerikas ursprünglich nur die baumbewohnende *Rhipsalis* in Afrika und Asien vorkommt, so dürften auch die ersten Samen der beerenartigen Früchte im Darm eines Vogels den Atlantischen Ozean passiert haben. Eine Reihe isolierter Standorte in entfernten Ländern, die öfter als „Relikte" (vgl. S. 96) angesprochen wurden, sind wahrscheinlich aus durch Vögel verschleppten Samen entstanden, so die der amerikanischen Pflanzen auf den Britischen Inseln (die Zahl dieser Arten hat sich neuerdings durch das genaue Studium der Wassergewächse [*Potamogeton*, Bennett] noch vermehrt, der Fundort von *Kalmia angustifolia* auf einem Hannoverschen Moore usw.

Die Gebirge setzen oft rein mechanisch eine Grenze. Den Bewohnern der Ebene oder doch der niederen Lagen ist es ohne menschliche oder tierische Hilfe vielfach nicht möglich, sie zu überschreiten. Das Gebirge selbst bietet oft nicht einmal in den Tälern geeignete Standorte, und zur Übertragung der Früchte oder Samen auf die gegenüberliegende Seite sind die Verbreitungseinrichtungen der betreffenden Pflanzen nicht geeignet. Die Pflanze kann deshalb nicht in allzufern gelegenen Gebieten, die klimatisch usw. für sie wohl geeignet erscheinen und auch geeignete Standorte besitzen, fehlen. Als besonders gutes Beispiel dafür sei die gemeine Roßkastanie *(Aesculus hippocastanum)* erwähnt, die seit ihrer Zurückdrängung aus Mitteleuropa durch die Eiszeit (s. S. 80ff.) nach den Nordgriechischen Gebirgen nur dort lebte, weil die Größe ihrer Samen diese zu weiten Transporten auf natürlichen Wegen untauglich machte. Erst der Mensch hat sie mit seinen Beförderungsmitteln über die Gebirge nach dem nördlicheren Europa zurückgebracht und danach ist sie bei uns wieder so heimisch geworden, daß sie da, wo sie auf geeigneten Boden in die Wälder gelangt ist, sich massenhaft selbständig vermehrt und den einheimischen Gehölzen erfolgreiche Konkurrenz macht; sie mischt sich zwanglos dem deutschen Walde ein. In ähnlicher Weise sind sicher die ursprünglichen Verbreitungsgebiete mancher anderen Arten eingeschränkt worden.

Das Klima schließlich ist der mächtigste Faktor, der der Verbreitung der Arten ein Ziel setzt. Die dadurch gezogenen Grenzen können absolut sein, wie es z. B. die Nord- und Südgrenzen der einzelnen Pflanzen sind, die Breiten, in denen die zu starke Winterkälte oder die zu große Sommerwärme den betr. Arten das Weiterschreiten unmöglich macht. Andere Grenzen sind nur ähnlich, wie bei den Gebirgen dadurch veranlaßt, daß die Pflanzen nicht imstande sind, zwischen geeigneten Gebieten eingeschobene ungünstige Landstriche (Steppen, Wüsten usw.) zu überschreiten. Auch hier braucht natürlich nur die Hilfe des Menschen oder der Zugvögel dazuzukommen, um die Verbreitungsgebiete einzelner Arten erheblich zu vergrößern.

Schon seit Beginn der pflanzengeographischen Forschung hat man versucht, die Übereinstimmung von Klima und Pflanzenverbreitung festzustellen. Schon A. v. Humboldt verband die Orte mit gleicher jährlicher Mittelmeertemperatur durch Linien, die sich als Kurven über die Erde ziehen; er konstruierte die Isothermen. Schon durch diese Linien ergibt sich, daß die gleiche Wärme nicht an die Breitengrade

gebunden ist, sondern durch Meere, Meeresströmungen (kalte und warme) und Kontinente eine sehr wesentliche Verschiebung erfährt. So liegt das nördliche Irland und das südliche Rußland auf der Isotherme von 10°. Aber trotzdem ist die Vegetation beider Orte sehr wesentlich verschieden, denn während im erstgenannten Lande die Differenz zwischen der Wärme des kältesten und des wärmsten Monats 11° beträgt, steigt diese in Moskau z. B. schon auf 30°, ein ausgeprägtes Seeklima gegenüber einem Kontinentalklima. Ein besseres Bild von der Übereinstimmung zwischen Pflanzenverbreitung und Klima erhält man, wenn man die Punkte gleicher Winterkälte (Isochimenen) und die gleicher Sommerwärme (Isotheren) verbindet. Durch sie werden deutlich Nord- und Südgrenzen gebildet. Auch die Wärmesummen und die Feuchtigkeit, Niederschläge und Luftfeuchtigkeit, kommen als schrankenbildende Faktoren in Betracht (Alph. De Candolles Einleitung, vgl. oben S. 6ff.).

Die in historischer Zeit beobachteten **Pflanzenwanderungen,** namentlich die genau verfolgten des letzten Jahrhunderts, beruhen in der größten Mehrzahl der Fälle auf dem Überschreiten von Schranken, meist mit Hilfe des Menschen. Wie schon oben bemerkt, finden sich unter den weitverbreiteten Arten solche, die den Spuren des Menschen und seiner Haustiere überall hin folgen und z. T. fast über den ganzen Erdball verbreitet sind. Durch den Menschen wurden diese Pflanzen auf verschiedene Weise in die neuzubesiedelnden Länder und Kontinente eingeführt. Überall, wohin Menschen vordrangen, nahmen sie möglichst ihre Kulturpflanzen mit oder führten die anderer Gebiete ein. Von diesen Arten sind von den Plätzen der Kultur eine Anzahl geflüchtet und sind verwildert. Andere Arten wurden nicht angebaut, sondern wurden entweder mit den eingeführten Kulturpflanzen als deren beigemischte Unkräuter ausgesät (man hält die meisten unserer Ackerunkräuter für so eingeführt, namentlich Kornblume und Kornrade) oder ihre Samen kommen mit dem Handel, mit dem Schiffsverkehr, an Säcken haftend, mit Abfall und Schutt usw. in das fremde Land. Solche Arten bezeichnet man als eingeschleppte.[165]

Von den sehr zahlreichen Arten, die alljährlich eingeführt werden, siedelt sich nur eine verhältnismäßig geringe Zahl fest an, paßt sich dem Florengebilde völlig ein, ist also wirklich eingebürgert (naturalisiert).

Aber auch auf anderer Ursache als der künstlichen Überschreitung

[165] Höck, Ankömmlinge in der Pflanzenwelt Mitteleuropas. Beihefte Botan. Centralbl. IX (1900) ff. bis XXVI (1910).

von Schranken beruhende Wanderungen sind beobachtet worden, so solche, die nur durch allmähliche Anpassung (s. oben) an die wenig abweichenden klimatischen Verhältnisse des Nachbargebietes, die früher doch genügt hatten, ihnen eine Grenze zu setzen, erklärt werden können. Das lehrreichste Beispiel ist wohl die Einwanderung des Frühlingskreuzkrauts, auch Wucherblume genannt *(Senecio vernalis)* in einen großen Teil von Mitteleuropa. Aus Ostpreußen findet sich die Art schon in den ältesten vorhandenen Herbarien, so aus dem Anfange des 18. Jahrhunderts aus Angerburg. In Menge trat sie aber erst in den zwanziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts bei Tilsit usw. auf. 1822 wurde sie in Oberschlesien gesehen, dann aber mehrere Jahre nicht mehr bis 1835, wo sie in großer Menge bei Oppeln, Oberglogau und Breslau beobachtet wurde. Auch jetzt zeigte sie zunächst keine Neigung zur Weiterverbreitung, im Gegenteil, an den meisten Fundorten verschwand sie zunächst wieder. In Posen war sie um 1840 an mehreren Punkten vorhanden. Etwa 1850 erreichte sie die Provinz Brandenburg, 1854 die Oder, 1860 die Elbe, aber erst 1877 wurde sie westlich der Elbe aufgefunden, während sie bereits kurz nach der Erreichung der Elbe in der Provinz Brandenburg häufig wurde.[166] Gegen Ende des Jahrhunderts wurde sie in der Hannoverschen Ebene ein auffälliges Unkraut und ist jetzt über den größten Teil Deutschlands verbreitet,[167] z. T. so, daß vielfach Polizeiverordnungen zum Zwecke ihrer Vernichtung gegeben wurden. Das ruckweise Vordringen bei den vortrefflichen Verbreitungseinrichtungen läßt nur den Schluß einer langsamen Anpassung an die klimatischen Verhältnisse zu.

Durch solche Wanderungen, Verschleppungen und Einführungen wird namentlich in den alten Kulturländern die Zusammensetzung der Flora sehr wesentlich beeinflußt, sehr stark verändert; so ist z. B. in der Provinz Brandenburg (vgl. Landeskunde I., 174 ff.) die Anzahl der eingebürgerten und Wanderpflanzen sehr groß.

Die größte Mehrzahl fremder Pflanzen finden sich als **Adventivpflanzen** (Ankömmlinge, Cusuals). Überall da, wo Schiffe aus fremden Ländern ihre Ladung löschen, Ballast auswerfen, an Eisenbahnen, wo große Verladungen stattfinden, oder wo in Fabriken die aus fremden Ländern stammenden Rohprodukte (Wolle, Kaffee usw.) verarbeitet und die Abfälle fortgeworfen werden, oder auch wo fremdes Getreide vermahlen oder landwirtschaftlich verwertet wird, überall da keimen in der Umgebung (oft sehr zahlreich) fremde Pflanzen.

[166] Ascherson in Verhandl. Botan. Ver. Brandenburg III. IV. (1861, 62) 150 ff.
[167] Graebner, Die Pflanze in Landeskunde Provinz Brandenburg I. 208 (1907).

Je nachdem ihnen die klimatischen und Standortsverhältnisse zusagen, bringen sie es mehr oder weniger weit in der Entwickelung. Tropische Holzgewächse z. B. in die kühleren Länder eingeschleppt, kommen oft nicht über das Studium des Keimlings hinaus, so in Deutschland beobachtete Kaffee- und Dattelpalmenpflänzchen. Ausdauernde Kräuter erhalten sich häufig nur ein Jahr, in den kühleren Klimaten einen Sommer, um dann wieder zu verschwinden. Einjährige Kräuter kommen oft zur Blüte, ohne Frucht zu erzeugen; einige aber bringen es zur Blüten- und Fruchtbildung. Wenn sich diese oder ihre Samen als winterhart erweisen, sind die ersten Bedingungen für eine Einbürgerung gegeben. Aber auch dann, wenn sie sich mehrere Jahre an ihrem Entstehungsorte zu erhalten vermögen, oder wenn sie sich in der Nähe etwas verbreiteten, verschwindet die große Mehrzahl doch bald wieder. Bei den einjährigen kommen neben der Konkurrenz der einheimischen Gewächse häufig ein oder einige ungünstige Sommer hinzu, um sie wieder aussterben zu lassen. Die ausdauernden erliegen meist der Konkurrenz der heimischen Pflanzen. —

In ganz ähnlicher Weise verhalten sich die verwilderten Nutz- und Zierpflanzen. Viele von ihnen treten an oder neben den Orten ihrer Kultur ein oder einige Jahre auf, um aber bald wieder zu verschwinden. Der Rest der sich dauernd einbürgernden Pflanzen wird nun wieder nach seinem Verhalten, je nachdem sie ihre Standorte nur oder doch zum Teil in den ursprünglichen (wilden) Vegetationsformationen oder in den Kultur- oder Halbkulturformationen suchen, in zwei Gruppen eingeteilt (Watson, Ascherson):

Die **Einwanderer** (Aliens) sind solche Pflanzen, die, ohne daß der Mensch in ihrer neuen Heimat weiter zu existieren brauchte, sich aller Wahrscheinlichkeit nach gemischt mit den ursprünglich heimischen Pflanzen doch erhalten würden. Zunächst sei an einige in Europa seßhaft gewordene Einwanderer erinnert. Die Wasserpest (*Helodea [Elodea] Canadensis* Fig. 68 S. 128), die in Nordamerika heimisch ist, wurde zuerst 1836 in Irland beobachtet, 1858 wurde sie bei Potsdam, 1859 bei Eberswalde ausgepflanzt, und trotzdem nur die weibliche Pflanze vorhanden war, es also niemals zur Fruchtbildung kam, verbreitete sich diese Pflanze sehr bald und ist jetzt über fast ganz Europa zu finden. Der grüne Fuchsschwanz *Amarantus retroflexus* aus Amerika wurde 1733 bei Venedig gefunden. Die kleinblütige Balsamine *Impatiens parviflora* aus dem nördlichen Zentralasien verwilderte 1831 aus dem Genfer Botanischen Garten, dann auch aus anderen Gärten, und verbreitet sich unaufhaltsam in Parks und Laub-

wäldern. *Amelanchier spicata* aus Nordamerika ist stellenweise z. B. bei Berlin ein häufiges Unterholz in Wäldern. *Oenothera biennis*, die Nachtkerze, aus Nordamerika ist außer an Eisenbahnen usw. jetzt überall auf Binnendünen usw. zu finden (vgl. S. 104—109). *Mimulus luteus*, die Gauklerblume, aus dem westlichen Nordamerika hat sich seit 1815 in Europa angesiedelt, belebt zahlreich steinige Gebirgsbäche in verschiedenen Teilen Europas. Der Stechapfel *Datura stramonium* stammt aus Zentralasien; ist jetzt überall zu finden. *Rudbeckia laciniata* aus Nordamerika ist besonders in Weidengebüschen usw. an großen Flüssen (Elbgebiet, Schlesien, Schweiz usw.) verbreitet; ähnlich *Erigeron annuus* und amerikanische Asterarten. *Galinsoga parviflora* aus dem tropischen Amerika ist, aus Gärten verwildert, jetzt ein lästiges Unkraut, aber auch an kahlen Abhängen usw. wächst sie. Ähnlich wie *Oenothera* ist *Erigeron Canadensis* verbreitet, ähnlich auch die asiatische und westlich-nordamerikanische strahllose Kamille *Chrysanthemum suaveolens (Matricaria discoidea)*. Dies sind nur einige Beispiele, ihre Zahl ließe sich noch erheblich erhöhen (für Deutschland vgl. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands). — Aber auch andere Gebiete sind mit fremdländischen Arten überschwemmt worden; in den Tropen ist eine große Zahl besonders von Kräutern zu Tropenkosmopoliten geworden. Ganz auffällig verändert sind manche Gegenden namentlich des Mittelmeergebietes (sowohl in Afrika, als in Asien und Europa) durch die Einführung der riesigen *Agave Americana*, der Eucalypten und des Feigenkaktus *Opuntia ficus Indica*, die z. T. völlig eingebürgert sind. Die riesigen Artischocken haben sich andererseits aus Südeuropa mit anderen in den südamerikanischen Pampas verbreitet. Das amerikanische *Xanthium spinosum* ist außer in Europa in Südafrika und in Australien lästig geworden. Besonders bemerkenswert ist, daß wohl die Mehrzahl der genannten Pflanzen in ihrer neuen Heimat, wenigstens zunächst, viel massenhafter auftreten als in ihren Stammlanden, oft auch viel masssenhafter als die Mehrzahl der heimischen Bewohner der betreffenden Gelände.

Ansiedler (Colonists) sind Pflanzen, die sich lediglich an die Verkehrsstraßen des Menschen halten und auf den von ihm und seinen Haustieren geschaffenen Kultur- und Halbkulturformationen ihr Leben fristen, von denen es unsicher erscheint, ob sie, wenn die Tätigkeit des Menschen plötzlich aufhörte, sich in den neugewonnenen Gebieten erhalten würden. In manchen Teilen der Erde ist die Acker- und Ruderalflora besonders reich an fremden Elementen. Schon von den seit undenklichen Zeiten bei uns wachsenden häufigen Pflanzen treten einige fast nie oder doch nicht dauernd auf ursprünglichen

Geländen auf, wie z. B. die Kornblume, Kornrade, Rittersporn usw. Sie dürften also ursprünglich mit dem Ackerbau eingeführt sein. Von einigen solchen, so vom Stechapfel *(Datura stramonium)* ist die Einführung sicher und erst in historischer Zeit erfolgt (vgl. S. 127). Besonders lehrreich für die Besiedelung neuen Kulturlandes durch fremde Einwanderer sind die Verhältnisse in Nordamerika, wo ja weite Gelände erst vor wenigen Jahrzehnten urbar gemacht wurden. Eine große Zahl europäischer Unkräuter folgte dem Werke, so die Quecke, die Vogelmiere, die Kornrade, die Ackerdistel, Wegebreit (*Plantago major*, bei den Indianern „Fußstapfen des weißen Mannes"), der Natternkopf, *Salsola kali* (die Russian thistle) usw., die alle häufig sind. Andere Arten blieben selten, *Tussilago*, Ehrenpreisarten usw.: andere fehlen sogar auf weitere Strecken ganz, so der Klatschmohn, das gemeine Kreuzkraut, die Hundskamille *(Chrysanthemum inodorum)*.

Schon seit alter Zeit haben bestimmte Kulturpflanzen ihre besonderen Unkräuter besessen; offenbar wurden diese mit dem Samen der Kulturpflanzen geerntet und stets wieder mit ihnen ausgesäet. So sind z. B. die Samen einiger Leinunkräuter schon im Flachs der Pfahlbauten gefunden worden. Sie sind zum Teil ebenso in Ägypten wie in Norddeutschland unter demselben (Ascherson). Es finden sich auf Flachsfeldern meist *Lolium remotum*, *Silene linicola*, *Camelina sativa* und *Lepidium sativum*. Auf Buchweizenfeldern wächst fast stets auch eine klein- und grünblühende Art *Fagopyrum Tataricum*. Mit dem Reisbau sind gleichfalls eine ganze Reihe von Unkräutern verschleppt.

Eine weitere Gruppe bilden schließlich die als **Halbbürger** (Denizens) bezeichneten Fremdlinge. Das sind solche Pflanzen, die ganz wie wildwachsende auftreten, aber deren Indigenat irgendwie verdächtig ist. Hierzu gehören in Norddeutschland der Wermut *(Artemisia absinthium)*, die Osterluzei *(Aristolochia clematitis)* und in vielen Gegenden das Immergrün *(Vinca minor)*.

Neben der Verschleppung und Einführung von Pflanzen durch den Menschen spielt dann auch die Veränderung der heimischen Flora durch die Tätigkeit des Menschen eine große Rolle. Über die Veränderung der Lebensbedingungen in den einzelnen Formationen soll bei der ökologischen Pflanzengeographie die Rede sein, hier sei nur auf die Verminderung oder Vergrößerung der Wohngebiete mancher Arten hingewiesen. In Mitteleuropa wie in allen Ländern mit ähnlichem Klima ist der Wald, und zwar namentlich der Laubwald, durch die Ausbreitung der Ackerfläche sehr wesentlich verkleinert worden.

Der beste Boden wurde von ihm bewohnt und wurde ihm dann vom Menschen abgenommen. Ähnliche Veränderungen sind durch die Kultur der Moore usw. entstanden. Durch Eindeichung von Überschwemmungsgebieten wurde die natürliche Wiese verkleinert. In einem Lande wie Deutschland, besonders Norddeutschland, welches in seiner Versorgung mit Niederschlägen im wesentlichen von den atlantischen Wirbeln abhängig ist, ist eine klimatische Änderung von solchen Eingriffen nicht zu erwarten, wohl aber in Kontinentalgebieten, wo die wasserhaltende und speichernde Kraft der genannten Formationen eine große Rolle spielt. So hat man in Asien sowohl wie in Afrika und auch in einigen Teilen Amerikas ein Fortschreiten der Steppe bei großen Entwaldungen wahrgenommen (Richthofen usw.). — Als weiterer Faktor kommt dann die Viehzucht in Betracht. Die einmal entwaldeten Flächen werden durch Schafe und Ziegen kahl gehalten. Sie vermögen sich nicht von selbst wieder zu bewalden und bei einigermaßen trockenen Klimaten, in denen der Wald überhaupt schwierig und langsam entsteht, erst aus einer langdauernden Gebüschformation allmählich hervorgeht, wird die ganze Landschaft mitunter verändert, der Boden auf weite Strecken ausgetrocknet. Solche Nachrichten sind aus Südafrika, Amerika usw. vielfach überbracht worden. Selbst in den Tropen, namentlich an Gebirgshängen in der Nähe der Steppengebiete, ist die Wiederbewaldung oft schwierig: der niedergeschlagene Wald macht oft, wenigstens für lange Jahre, der Adlerfarnformation oder ähnlichen Platz. Das bekannteste Beispiel der Waldverwüstung durch Viehzucht ist die Insel St. Helena. Hier wurde durch Abholzung und Ziegeneinfuhr fast der ganze einheimische Wald verwüstet. Später hat man ihn dann durch europäische und australische Gehölze ersetzt, so daß also die Flora dieser Insel sehr stark verändert erscheint.

Zur floristischen Pflanzengeographie (S. 6ff.) gehört, wie wir sahen, die Erforschung der einzelnen Florengebiete der Erde, es sei deshalb hier eine kurze Charakteristik der wichtigsten von ihnen angefügt.

Die floristische Pflanzengeographie beschäftigte sich zunächst mit der Festlegung des Verbreitungsgebietes resp. auf den Wanderungen jeder Art. Jede Pflanze bewohnt z. Z. ein bestimmtes Areal, hat ihr bestimmtes Wohngebiet. Je mehr ausgeprägte Pflanzenformen ein gemeinsames Wohngebiet besitzen, je mehr von ihnen gemeinsame Grenzen erreichen, um jenseits dieser Grenzen anderen abweichend gestalteten Formenkreisen oder Arten aus anderen Familien und Gruppen die Herrschaft zu lassen, desto mehr wird dadurch natürlich der

Charakter des **Florengebietes** ausgeprägt, desto strenger ist es von den benachbarten geschieden. Je mehr gemeinsame Formenkreise in beide hineinragen, desto verwandter erscheinen sie. Mehrere durch verwandte und z. T. ähnliche Floren ausgezeichnete Florengebiete bilden dann ein **Florenreich,** welches natürlich zur Voraussetzung hat, daß seine Formenkreise unter der Eigenart der geologischen und klimatischen Verhältnisse seit langer Zeit (geologisch) sich mehr oder weniger isoliert von denen anderer Florenreiche entwickelt haben.

Ebenso wie die Florenreiche sind auch die Florengebiete schon sehr stark durch die Artenzahl voneinander verschieden. Die ganze Physiognomie des Gebietes, der Florencharakter wird dadurch wesentlich beeinflußt. Die Zahl der Arten ist sehr schwankend, so hat man auf etwa 3 Quadratmeilen um Lagoa Santa in Brasilien etwa 3000 Arten beobachtet,[168] während in der ganzen Provinz Brandenburg noch nicht 1300 Gefäßpflanzen[169] vorkommen und die Artenzahl in ganz Mitteleuropa auf etwa 5500 bis 6000 Arten geschätzt wird. In den arktischen Florengebieten sinkt die Artenzahl dann auf einige 100 herunter.

Eine große Rolle spielt dann natürlich weiter, ob die betreffenden Florengebiete Arten aus verhältnismäßig wenigen oder vielen Gattungen und Familien beherbergen. Bei ganz jugendlichen Inselfloren (z. B. nach dem Ausbruche des Krakatau usw.) hat man zunächst ein Überwiegen einzelner Familien (z. B. der Farne)[170] beobachtet, später finden sich mehr und mehr Arten an und es ergibt sich ein buntes Gemisch, von zum großen Teile weit verbreiteten Pflanzen und Ubiquisten, so daß im Durchschnitt genommen häufig nicht viel über eine Art auf eine Gattung oder gar auf eine Familie kommt. — Je ruhiger die Entwicklung eines Florengebietes war, desto mehr Arten wird durchschnittlich die Gattung aufweisen, resp. auch desto mehr Gattungen die Familie (vgl. oben S. 75, China usw.).

Je nach dem Anteil, den gewisse Familien an der Zusammensetzung der Flora haben, wird gleichfalls die Physiognomie stark beeinflußt (Ascherson, Engler a. a. O.), so nehmen z. B. fast allgemein in den höheren Gebirgen und in den kalten Zonen die grasartigen Familien im Prozentsatz zu. Die statistischen Berechnungen der Artenzahlen einzelner Länder, die später mehrfach aufgestellt wurden, haben aber

---

[168] Warming, Lagoa Santa in Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6. Räkke. VI (1892).

[169] Ascherson, Flora der Provinz Brandenburg (1864).

[170] Treub, Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Annales Jard. Bot. Buitenzorg VII (1888).

Baumfarne auf Sumatra (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Eria ornithoides als Epiphyt am Lamutoo; Kratersee in 715 m Höhe auf Samoa (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

insofern zumeist unsichere Bilder ergeben, als auf die Resultate natürlich nicht nur die verschiedene Artauffassung der einzelnen Monographen der in Betracht kommenden Familien und Gattungen, sondern auch die der Floristen der betreffenden Einzelgebiete starken Einfluß ausüben mußten.

Es mögen nun zunächst die sich ergebenden einzelnen Florenreiche und -gebiete in ihrer Zusammensetzung kurz geschildert werden, um dann ihre biologischen (ökologischen) Eigenarten besprechen zu können.

ZWEITER ABSCHNITT

Die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Florenreich der nördlichen kalten und gemäßigten Zone

DIES Gebiet ist klimatisch, wie alle extratropischen Teile, zunächst ausgezeichnet durch eine mehr oder weniger ausgeprägte winterliche Ruheperiode, die natürlich nach dem Süden zu allmählich verschwindet. Wie die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen gezeigt hat, kommen gerade diesem Gebiete eine Reihe gemeinsamer Pflanzengruppen (Familien und Gattungen) zu; so fehlen z. B. Weiden, Brombeeren usw. wohl in keinem größeren Teile des Florenreiches.

Arktische Flora

Recht gleichartig ist die Flora sowohl des arktischen Europas, als auch Asiens und Nordamerikas. Das Gebiet umfaßt Inseln und Festlandteile, soweit sie nördlich der Baumgrenze liegen, und entspricht etwa dem der Seite 7 genannten Hekistothermen. Im Taymyrlande in Sibirien reichen die Bäume bis jenseits 71° nördlicher Breite, an der Hudsonbay in Nordamerika dagegen nur bis 55°. Der lange Winter und namentlich die großen Schneemassen in den meisten Gegenden lassen der Vegetation nur wenig Zeit zur Entwicklung. Da aber die Schneegrenzen sehr ungleich hoch sind, zum Teil in Gestalt von Gletschern bis an den Meeresspiegel reichen, zum Teil sogar mehrere tausend Meter (Payer fand in fast 2300 m noch üppige Moosrasen) hoch liegen, ist auch die Vegetation sehr ungleich verteilt. Es gibt aber vermutlich keine Nordgrenze für die Vegetation. Soweit das Land erforscht ist, ist noch eine, wenn auch zwerghafte und lückige Pflanzendecke vorhanden; auf Kaiser-Franz-Josephs-Land reicht der jährliche Zuwachs noch zur Ernährung so großer Tiere, wie es der Moschusochse ist, aus; bei 82—83° nördlicher Breite am Smith-Sund finden sich noch *Draba, Cerastium, Taraxacum* usw.; auf den Parry-Inseln mit einer Mitteltemperatur von etwa —17° war der Boden noch mit Pflanzen bedeckt (vgl. auch ökologische Pflanzengeographie, Wärme).

Dadurch ist also die arktische Region von der alpinen verschieden, daß bei letzterer mit der Höhe das vegetabilische Leben, wenigstens das der Blütenpflanzen, aufhört. Die lange sommerliche Belichtung (dauernd während mehrerer Monate, Juni—August) durch die schräg-einfallenden Sonnenstrahlen in der Arktis müssen trotz ähnlicher größter Kälte ganz anders wirken, als die starke Bestrahlung und Erhitzung während der Tage und die Abkühlung der Nächte in Hochgebirgen wärmerer Erdstriche. Meist ist der Juli der wärmste Monat; die Lufttemperatur beträgt aber auch dann nur wenige Grade (im Mittel: Ost-Grönland +3,8° C.; West-Grönland +6,6°; Nowaja-Semlja +4,6° usw., im arktischen Asien [Ustjansk] sind bis über +13° beobachtet worden). Dafür ist aber auch die tägliche Temperaturschwankung jenseits des 70. Breitengrades sehr gering, im Mai kaum 5,5°, im Juli nicht 2,5°. Die festen, dauernd von der Sonne bestrahlten Gegenstände erwärmen sich natürlich erheblich mehr, so wurden in Polstern der Krähenbeere *(Empetrum)* usw. an der Oberfläche bis über 30° C. beobachtet,[1] während das Bodeneis noch unmittelbar unter der Pflanze lag.

Wo auch im Sommer das kalte Schmelzwasser des abtauenden Eises und Schnees zusammenläuft, bilden sich sumpfige Gelände mit außerordentlich dürftiger Vegetation (Tundra). Soweit das Auge reicht, mitunter nicht ein kleiner Strauch oder eine Krautpflanze zu sehen, nur Moose und Flechten können in der dauernd niedrigen Temperatur ihr Leben fristen; nur wenige meist monokotyle Kräuter stecken hier und da zwischen ihnen. Das ganze Gelände besitzt meist eine eigenartige spangrüne Farbe.

Wird der Boden aber im Sommer trocken und damit wärmer, so siedeln sich Blütenpflanzen zusammen mit den Vertretern niederer Gruppen, besonders Moosen an, die auch in unseren Alpen verbreitete Zwerg-Azalee *(Loiseleuria procumbens)* überzieht oft große Strecken. Ihr gesellen sich *Cassiope-(Andromeda-), Menziesia*-Arten, *Diapensia* usw. zu. Hier und da erreichen diese Pflanzen mit ihren am Boden kriechenden Stämmen und Zweigen ein bedeutendes Alter. So fand von Baer in Nowaja-Semlja *Salix lanata* mit 3—4 m lang kriechendem Stamm, aber nur 1,5 cm sich über den Boden erhebenden Zweigen (S. 76 Fig. 51). Wo die Sonnenwärme genügt hat, den Schnee aufzutauen und auch das Bodeneis genügend zu senken, wird die Temperatur an den Tagen, an denen die den Sommer stark abkkühlenden dichten und oft feuchten Nebel (Hann) fehlen, auf dem Boden ver-

[1] Kihlmann, A. O., Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. Faun. Fl. Fenn. VI (1890) 31 ff.

hältnismäßig steigen, da die Niederschläge zwar häufig, aber meist gering sind; im Grinell-Land z. B. 100 mm in 87 Tagen, stellenweise (W.-Grönland) sind sie allerdings auch erheblich höher.

In den geschützten Flußtälern lebt eine unerwartet üppige Flora, auch in Deutschland heimische Gewächse, wie die Preißelbeeren *Vaccinium vitis Idaea,* die Trunkelbeere *V. uliginosum,* das Mottenkraut (Porst) *Ledum palustre,* die Krähenbeere *Empetrum nigrum,* die Moltebaer der Skandinavier *Rubus chamaemorus* usw. Diese und die köstliche Åkerbaer *Rubus arcticus* geben Mensch und Tieren wohlschmeckende Nahrung; mit den zwischen ihnen wachsenden Kräutern sind sie die Nahrungsquelle für große Tiere.

Grisebach zählte im ganzen 800 Arten im arktischen Gebiete, einschließlich von Island. Von diesen sind 20 endemisch, eine Zahl, die sich neuerdings durch Unterscheidung einer Reihe von nahe verwandten Arten, besonders in einigen vielgestaltigen Gattungen erheblich erhöht hat. Etwa 300 bis 350 Arten kann man als charakteristisch für die Arktis annehmen; Hooker nennt 85 rings um den Pol verbreitete.[2] Für Grönland gibt Warming[3] 386 Arten von Gefäßpflanzen in 53 Familien an, Nathorst für Spitzbergen 102 Arten aus 24 Familien.

Ein Übergangsgebiet zum Waldgürtel, der die gemäßigte Zone der nördlichen Halbkugel zum größten Teil umgibt, stellt das **subarktische Gebiet** dar, unterschieden durch Waldbildung meist von Nadelhölzern an geschützten Stellen. Die offenen Stellen führen ganz allmählich von wiesenartigen Formationen in die arktische Tundra über. Alle höheren Erhebungen tragen eine typisch arktische Flora, deren Vertreter dort in zusammenhängender Verbreitung zum Teil ziemlich weit südlich vorstoßen, so auf der skandinavischen Halbinsel, im Ural, in Nordamerika, Altai usw. Nach Engler ist das subarktische Gebiet durch das Vorherrschen der arktotertiären (s. S. 71) und der arktonivalen Elemente ausgezeichnet, die ersteren bilden die Waldformationen, die letzteren die Wiesen- und Moorformationen. Als Provinzen unterscheidet er hier das subarktische Europa (südlich bis Schweden, außer Schonen und Bleckinge, und West-Rußland), das subarktische Asien oder Sibirien und das subarktische Nord-Amerika.

---

[2] Outlines of the distribution of Arctic plants. Trans. Linn. Soc. London XIII. 273 ff.

[3] Warming, Eug., Om Grönlands Vegetation. Kjöbenhavn 1888. — Über Grönlands Vegetation. Engl. Bot. Jahrb. X (1888). — Von weiterer Literatur sei erwähnt: Cleve, Pflzleb. nordschwed. Hochg. Bih. Sv. vet. Ak. handl. XXVI (1901). — Andersson, Zur Pflzgeogr. d. Arktis. Geogr. Zeitschr. 1902. — Ostenfeld, Land-Veg. of Faeröes. Bot. of Fär. Cop. III (1908).

Waldgebiete der nördlichen Halbkugel

Südlich anschließend an das obengenannte subarktische Gebiet finden wir fast überall Pflanzengesellschaften ausgebildet, die dem ganzen Gebiete ihr charakteristisches Gepräge aufdrücken, das natürliche Vorwiegen der Waldbildung (im wesentlichen den Mikrothermen s. S. 7 entsprechend); in den nördlicheren Teilen meist noch das Überwiegen der Nadelholzwaldungen, die aber schon stark mit Laubholz durchsetzt erscheinen; in den südlicheren Teilen meist das Überwiegen des Laubholzes, wenigstens in den niederen Lagen. Eine Grenze gegen das subarktische Gebiet läßt sich schon deshalb schwer ziehen, weil die klimatischen Verhältnisse bereits im nördlicheren Teile des Waldgürtels ganz außerordentlich verschiedenartig sind. Während im Bereiche der ausgeprägt maritimen Klimate, wie sie beispielsweise das nordwestliche Skandinavien zeigt, selbst, soweit es von der arktischen Flora beherrscht wird, die Wintertemperaturen verhältnismäßig milde sind, besonders aber die Sommertemperaturen nur mäßig hoch steigen, sind die kontinentalen Gebiete durch große Temperaturschwankungen vom Sommer zum Winter ausgezeichnet. So sinkt am Kältepol Sibiriens im Winter die Temperatur bis zu -60^0 (die durchschnittliche höchste Wärme im Januar beträgt am Janafluß -28^0, die Mitteltemperatur des ganzen Monats -49^0). Im Sommer ist die Wärme nicht wesentlich von der des nördlichen Mitteleuropa verschieden. Da beide eben beschriebenen Länder Wälder ganz ähnlichen Aussehens tragen, so erhellt daraus der verhältnismäßig geringe Einfluß der Winterkälte, wenn nur während des Sommers bestimmte Grenzen nach unten nicht überschritten werden.

Das mitteleuropäische Gebiet,[4] dessen Südgrenze etwa über die Kantabrischen Gebirge, die Pyrenäen, die Cevennen, die Alpen, den Balkan bis zum Kaukasus verläuft, ist charakterisiert durch das gleichfalls noch auf weite Strecken herrschende arktotertiäre Florenelement (s. S. 71) und durch Wälder aus Nadelhölzern und laubabwerfenden Gehölzen. Hier und da strahlen die Steppenelemente (Ungarn usw.) weit hinein. Auf den Hochgebirgen herrscht eine eigene alpine, z. T. mit der arktischen verwandte Flora (vgl. S. 138). Auch hier lassen sich noch eine Anzahl charakteristischer Teile, Provinzen unterscheiden, die meist durch das Überwiegen bestimmter Gehölze charakterisiert sind (vgl. Grisebach). Die Stieleiche *Quercus pedunculata* beherrscht den größten Teil des südlichen Skandinaviens und das mittlere europäische Rußland, der übrige Teil des westlichen Europas ist durch das Vorkommen

[4] Vgl. bes. Ascherson in Frank-Leunis Synopsis (Pflanzengeographie).

der Buche *(Fagus silvatica)* ausgezeichnet. Wie die genannte Eiche, so erreichen am Ural noch andere Waldbäume ihre Ostgrenze, so die Schwarzerle *(Alnus glutinosa)*, die Hängebirke *(Betula verrucosa)*, die europäischen Rüstern und Ahornarten, die kleinblättrige Linde *(Tilia ulmifolia [parvifolia])*, wilder Apfel- und Birnbaum *(Pirus malus* und *P. communis)*, Süßkirsche *(Prunus avium)*, die Esche *(Fraxinus excelsior)* und andere. Dem Gebiete der Buche schließen sich mehr die Steineiche *(Quercus sessiliflora)*, die Weißbuche *(Carpinus betulus)*, die großblättrige Linde *(Tilia platyphyllos)* usw. an.

Die Zahl der Arten dieses Gebietes ist mit über 6000 (vgl. S. 136) nicht zu hoch angegeben; die Grisebachsche Angabe, daß davon nur 40% endemisch sind, dagegen von den ostsibirischen Arten noch 33% in Europa wachsen, ist durch die neuere Forschung, die nachgewiesen hat, daß eine große Mehrzahl von für identisch gehaltenen Pflanzen beider Kontinente sich doch sehr wesentlich und konstant unterscheiden, ganz erheblich modifiziert worden zugunsten der endemischen Formen. Die Kiefer *(Pinus silvestris)*, die Eberesche *(Pirus [Sorbus] aucuparia)* und die Traubenkirsche *(Prunus padus)* sind die einzigen Arten, die über das ganze mitteleuropäische Waldgebiet verbreitet sind. — Ihre Nordgrenze erreicht die Birke etwa in der Nähe des Nordkaps; die Kiefer geht nicht so weit nördlich, sie überschreitet den Polarkreis nicht wesentlich, sie erreicht den 70. Breitengrad nicht. Nicht viel den 60. Breitengrad überschreitet die Stieleiche, während ihn die Buche nicht erreicht.

Abgesehen von den Besonderheiten in floristischer Beziehung, die die einzelnen Gebirgszüge darbieten, die je höher und schroffer sie sind, natürlich desto mehr eigenartige Formen, Tertiärrelikte und Einwanderer, besitzen (Engler unterscheidet deren 13), lassen sich noch eine Anzahl klimatischer Gebiete unterscheiden. Im wesentlichen nimmt von den Steppengebieten des südöstlichen Europa, wie sie in Ungarn und Südrußland usw. ausgebildet sind, die Niederschlagsmenge nach dem Nordwesten zu und damit ändert sich allmählich die Zusammensetzung der ganzen Erde. (Pflanzengrenzen innerhalb Norddeutschland vgl. S. 97, Fig. 54.) Je stärker ausgeprägt die sommerlichen Trockenperioden (vgl. ökologische Pflanzengeographie) sind, desto ausgeprägter ist auch die Steppenflora des betreffenden Gebietes, die Flora, deren Elemente meist als pontische oder pannonische bezeichnet werden. Die typischen dieser Arten erreichen schon bei einer geringen Zunahme der Feuchtigkeit ihre Grenzen, andere stoßen mehr oder weniger weit nach dem Nordwesten vor. Es ergeben sich da eine Reihe von parallel und z. T. kon-

zentrisch verlaufenden Pflanzengrenzen (vgl. S. 98), denen sich jetzt nach der andern Seite, nach dem feuchteren Nordwesten zu, soweit er unter dem direkten Einfluß des atlantischen Klimas, der aus dem Gebiete des atlantischen Ozeans ostwärts vordringenden Wirbel steht, die „atlantischen" Typen entgegenstellen. In den ausgeprägten atlantischen Gebieten herrscht besonders das Heidekraut mit seinen Begleitern auf weite Strecken; die Heidegebiete liefern die Charakterbilder des Klimas mit feuchter Luft und hohen Niederschlägen. Während die echt-atlantischen Pflanzen, wie der Gagelstrauch *(Myrica gale)* nur wenig in das Binnenland vordringen, schreiten andere Arten mehr oder weniger weit den pontischen Elementen entgegen und erreichen dann gleichfalls den pontischen parallele Grenzen. Beide Pflanzengenossenschaften zeigen deutlich an die Feuchtigkeitsverteilung (s. S. 98) gebundene Verbreitungsgebiete, andere Pflanzen erreichen aber durch andere Faktoren ihre Grenze; neben den obengenannten Waldbäumen, die ganz ausgeprägte Polargrenzen erreichen, den Isotheren auffallend ähnlich verlaufende Grenzen, sind es noch andere, namentlich die Stechpalme *(Ilex aquifolium)*, dieser charakteristische immergrüne Baum oder Strauch, deren Verbreitung deutlich durch bestimmte Grade der jährlichen Winterkälte (etwa -12^0) ein Ziel gesetzt wird. Über die Beschränkung der Areale durch Gebirge usw. ist oben gesprochen worden. Durch alles dies ergeben sich im europäischen Waldgebiete eine Reihe von Kombinationen, die zu einer charakteristischen Florenmischung führen (vgl. Graebner, Die Pflanzenwelt Deutschlands und oben S. 95).

Von den Waldbäumen bewohnt die Buche verschiedene dieser klimatischen Areale (Ascherson), zunächst das kontinentale der unteren Donauländer von Niederösterreich an, dann das mit gemischtem Klima westlich bis zur Dauphiné, Schweiz und den größten Teil von Deutschland und schließlich das mit entschiedenem Seeklima, das nordwestliche Europa, also etwa die obengenannten Heidegebiete. In den ersten (kontinentalen, ungarischen) Gebieten wird sie von der Zerr-Eiche *(Quercus cerris)* begleitet (Grisebach). Kerner nannte die 3 Teile pontische, baltische und atlantische Provinz.

Das asiatische Waldgebiet[5] schließt sich in zunächst fast gleicher Tracht nach Osten zu an, den unseren ganz ähnliche Gehölze, namentlich Nadelhölzer bilden im nördlicheren Teile die Wälder *Picea obovvata, Abies Sibirica,* die sibirische Tanne, die Lärche *(Larix Sibirica* u. a.) und die auch in Mitteleuropa heimische Zirbelkiefer

[5] Die zahlreichen zerstreuten Arbeiten über Einzelgebiete vgl. Engler in Wiss. Beitr. 100 jähr. Wiederk. Humb. Reise. 1899. S. 96 ff.

Pinus cembra, im Osten in einer nahe verwandten Form (Gebiet der sibirischen Nadelhölzer, Ascherson). Während die Regenmengen im ostsibirischen Binnenlande oft kaum 3 dm betragen, steigen sie an den Ostküsten der Halbinseln und auf den Inseln (nördl. Japan usw.) auf 13 ja bis über 17 dm (Hann). Das Gebiet des temperierten Ostasiens ist pflanzengeographisch wieder eigenartiger (vgl. oben S. 82). Während Kamtschatka mit seinem Seeklima gemischte Wälder (Birkenwälder mit *Betula Ermanii)* und eine üppige Stauden- und Wiesenvegetation besitzt, ist die des Amurlandes schon sehr mannigfaltig, eine Menge eigenartiger Typen (Parklandschaft) begegnen uns hier, die in den dann anschließenden Provinzen des nördlichen und mittleren Japans, Koreas und Chinas noch stärker ausgeprägt sind. Engler faßt die Provinzen vom südwestlichen Kamtschatka bis zum mittleren Japan und Nord-China als temperiertes Ostasien zusammen und stellt neben dieses das zentralasiatische Gebiet, umfassend Mittel-Asien von der aralo-kaspischen Provinz über den extratropischen Himalaya bis Zentral-China. (Sibirien siehe beim subarktischen Gebiete.)

Nadelhölzer von ganz abweichender Tracht, die Schirmtanne *Sciadopitys*, die *Cryptomeria*, der den Nadelhölzern verwandte blattragende *Ginkgo* (S. 57), treffen wir im chinesisch-japanischen Gebiete, von Laubhölzern den berühmten Papiermaulbeerbaum *Broussonetia papyrifera*, die den japanischen Lack liefernden *Rhus*-Arten, dazu eine große Anzahl von schönblühenden Gewächsen, die heute in den meisten europäischen Gärten zu finden sind *(Forsythia, Diervilla*, einige *Spiraea*- und *Magnolia*-Arten usw.); von immergrünen bei uns häufig, besonders in Töpfen, angepflanzten Arten sind die Kamellie *(Thea Japonica)*, die „Fleischerpflanzen" *Aucuba Japonica* mit den gelbfleckigen und *Evonymus Japonicus* mit den oft weißbunten Blättern, die „Aralie" der Zimmer *Fatsia Japonica* zu erwähnen. Die Kamellien *(Theaceae)*, Magnolien *(Magnoliaceae)*, die Friedenspalmen *(Cycadaceae)*, Bambuseen und andere tropische oder subtropische Familien und Gruppen reichen hier (wie auch in Nordamerika) bis weit in die gemäßigte Zone hinein. — Im wesentlichen ist die Flora charakterisiert durch das so außerordentlich reichliche Vorkommen der tertiären Typen (s. S. 57).

Ein den meisten Teilen dieses Gebietes gemeinsamer Zug sind die reichlichen Frühjahrsregen, die eintreten, wenn der Nordostpassat, der im Winter herrscht, in den bis in diese Gebiete hinein wirksamen Südwest-Monsun übergeht. Die Sommer sind zumeist warm, bzw. heiß. Die Winter sind in Japan (insular) meist milde, wegen der war-

Nipa fruticans und Kokos-Palmen (H. Kleinmann & Co., Haarlem)

Yucca-Gebüsch in Mexico (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

men von Süden kommenden Meeresströmungen, am Festlande sind sie von Nord-China nach Norden von zunehmender Strenge. — Die Feuchtigkeit des Frühjahres wird für die Landeskultur vielfach, besonders in China ausgenützt, dort hat die Entwaldung große Flächen betroffen und dadurch nach Richthofen usw. ein Vordringen der Steppenelemente bewirkt. Der Reichtum des Landes an Frühlingsblühern ist ja bekannt (Japan, das Land der Kirschblüte), erst im Spätsommer tritt durch *Chrysanthemum Indicum* usw. wieder ein geringer Ersatz ein.

Von nutzbringenden Kulturpflanzen spielt der Teestrauch *(Thea Chinensis)* die größte Rolle. Weiter wären die jetzt weit verbreiteten Maulbeerbäume *(Morus)* als Nährpflanzen der Seidenraupe zu nennen. Gleichfalls jetzt weit verbreitet sind der vielleicht von hier stammende Reis, eine typische Niederungspflanze, dann *Eriobotrya Japonica*, die Kaki-Pflaume *(Diospyros)*, die sagoliefernde *Cycas revoluta* (Friedenspalme, Fig. 32), die Ramie *Boehmeria nivea* (Nesselfaser), der Papiermaulbeerbaum *(Broussonetia papyrifera)*, der Kampferbaum *(Cinnamomum camphora)* usw. Das bekannte „Reis"papier der Japaner wird aus dem Marke der obengenannten *Fatsia* gewonnen.

Sehr abweichend in bezug auf klimatische und Vegetationsverhältnisse ist das zentralasiatische Gebiet (s. oben). Das Klima ist sehr wechselnd, von regenreichen Waldgebieten längs der Gebirge bis zu Steppen und gar Wüstenstrichen finden sich alle Übergänge, auch die Winter sind naturgemäß im Norden und auf der Höhe der Gebirge ausgeprägter als in den südlicheren Ebenen. Einige Teile gehören zu den an vielgestaltigen Formenkreisen reichsten Gebieten der Erde (s. S. 75, 118 f.), so der extratropische Himalaya, das anschließende westliche China usw. — Große Länderstriche sind mit einer typischen Grasflursteppe bedeckt, die schon die Eigenart der klimatischen Verhältnisse, kalte trockene und windige Winter, feuchter Frühling und Frühsommer, anzeigt. Viele von diesen Steppen sind sehr artenreich. Je trockner das Gebiet wird, desto mehr wird es wüstenartig.[6] Je kontinentaler das Klima wird, desto schroffer werden

[6] Antonoff, Pflanzenformationen im transkaspischen Gebiet. Script. bot. Univ. Petrop. III. — Korshinsky, Skizzen der Veget. d. Turkestangeb. Mém. Acad. Pétersb. 8. ser. IV. (1896). — Radde, Wissensch. Erg. 1886 Transkasp. Petermanns Mitt. Erg. H. no 126 (1888). — Krassnow, Versuch. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenwelt in Zentr. Tianshan Jahresb. Schles. Ges. vaterl. Kult. 1887. — Schlagintweit-Sakünlinski, Untersuch. Höhen-Isothermen Zentral-Asien Sitzber. Bayr. Akad. 1865 usw. — Przewalski, Von Kiachta nach Peking. Petermanns Mitt. 1872 und Reisen in Tibet. Jena 1884. — Zeitschr. Österr. Ges. Meteor. 1873, 1879. — Dritte Reise von Zaisan über Hami nach Tibet (1883) vgl. Petermanns Mitt. 1883, 1884.

die Temperaturkontraste, desto kälter auch die Winter, noch unter 42° dauern strenge Nachtfröste (von unter −30°) bis in das Frühjahr hinein.

Zahlreich sind die Gattungen, die das mittlere und nördliche Asien mit Mitteleuropa gemeinsam hat, so Hahnenfuß *(Ranunculus)*, Tragant *(Astragalus)*, Fingerkräutern *(Potentilla)*, Fettehennen *(Sedum)*, Bärenklau *(Heracleum)*, Beifuß *(Artemisia)*, Primeln *(Primula)*, Mieren *(Stellaria)*, Schleierkraut *(Gypsophila)* und viele andere (weiter vgl. Engler, Entw.-Gesch.). Die Wanderstraßen von Asien nach dem nördlichen, mittleren und südlichen Europa (auch Karstflora!) wurden schon oben erwähnt.

Nordamerikanisches Waldgebiet (Waldgebiet des westlichen Kontinents). Auch in diese Regionen strahlte, wie Seite 74 angegeben ist, die arkto-tertiäre Flora mit zahlreichen Vertretern hinein. Neben einigen verbindenden Gliedern, die den Kontinent von Westen bis zum Osten namentlich im nördlicheren Teile bewohnen, ist die Flora des Ostens (des atlantischen) von der des Westens (des pazifischen Nordamerika) sehr erheblich verschieden. Beide getrennt durch die sich weit nach Norden vorziehenden großen Steppen (Prärien). An das subarktische Gebiet anschließend, resp. dasselbe zum größten Teil ausmachend (s. S. 140) zieht sich von der Behringstraße bis Labrador, südlich aber bei etwa 54° den Anschluß an die großen Steppengebiete erreichend, ein meist eintöniger Fichtenwald hin, meist nur in der Nähe der Flüsse von Laubhölzern unterbrochen, das Gebiet der Schimmelfichte *(Picea Canadensis [P. alba])*. Die laubwechselnden Gehölze sind zumeist Pappeln, Weiden, Erlen, sowie Birken und Lärchen. Die genannten Laubhölzer und auch einige Nadelhölzer sind auch meist nur auf bestimmte Bezirke beschränkt, durch die einige Unterprovinzen charakterisiert sind.

Das **pazifische** nordamerikanische Waldgebiet westlich der Rocky-Mountains ist in seinen nördlicheren durch eine Reihe von Nadelhölzern charakterisiert, von denen einige sich auch in unseren Gärten finden, so namentlich die Douglastanne *(Pseudotsuga taxifolia [P. Douglasii])*, *Thuja gigantea* (Oregon Cedar), *Tsuga Mertensiana* usw., zu ihnen gesellen sich andere *Abies*, *Picea*, *Pinus*- und *Tsuga*-Arten. Unter den Laubgehölzen sind eine Anzahl, die in der Tracht den unseren ähnlich sind (Eichen, *Quercus*); schönblühende Sträucher, die sich auch z. T. lange in unseren Gärten finden, so die Blutjohannisbeere *(Ribes sanguineum)*, die Mahonie *(Berberis aquifolium)*, die, wie andere namentlich der niederen Lagen, immergrün ist. — Das Klima ist ausgezeichnet durch reichliche Winterregen, im nördlichen

Teile ist auch der Sommer feucht; nach Süden zu werden die Niederschläge geringer (bis 5 dm jährlich), die Sommer trocken.

Südlich schließt sich das kalifornische Küstengebiet an, welches sich etwa von der Mündung des Oregon bis zur Spitze des Meerbusens von Kalifornien und landeinwärts bis zur Sierra Nevada erstreckt. In seinen klimatischen Verhältnissen wird es mit den Mittelmeergebiete verglichen (trockner Sommer, milder Winter). Auch hier sind die Nadelhölzer besonders gut entwickelt, in etwa 30 Arten kommen sie vor, unter ihnen die mit den australischen Eukalypten höchsten Bäume der Welt. Der berühmte Mammuthbaum *(Sequoia gigantea,* Big tree [Taf. 1]) kann bis über 150 m hoch und über 10 m dick werden; er wird durch *S. sempervirens* (Red-wood) noch übertroffen. Eine Anzahl der Arten sind in Gärten beliebt, so die in der Heimat bis 70 m hohe *Abies nobilis,* die großfrüchtige Zuckerkiefer *Pinus Lambertiana* findet sich hier und da. Die Zahl der immergrünen Gewächse ist weniger groß als im Mittelmeergebiete, aber diesem ähnlich bilden sie auch macchia-artige Formationen. Nur eine Palme, die sich auch im Mittelmeergebiete angepflanzt findet, ist hier heimisch *(Washingtonia filifera).* Einige Gattungen wie *Cupressus* (Sect. *Chamaecyparis*) und *Torreya* hat das Gebiet mit Ostasien und den atlantischen Staaten, *Libocedrus* mit den südamerikanischen Anden und Neuseeland gemeinsam. Aus diesem sehr arten- und besonders blumenreichen Gebiete stammen eine größere Zahl unserer bekannten Sommerziergewächse, so der in Europa eingebürgerte *Mimulus luteus* (Gauklerblume S. 133), besonders aber einjährige sich auffallend schnell entwickelnde Pflanzen, eine große Zahl der unter dem jetzt so oft angepriesenen „japanischen Blumenrasen" befindlichen Arten stammt aus Kalifornien. — Ganz im Süden ist die Niederschlagsmenge sehr gering (ca. 2,3 dm), die Sommer trocken.

Die **Felsengebirge,** die Rocky-Mountains, selbst sind wieder durch eigene Arten ausgezeichnet und stellen eine eigene Florenprovinz dar, die aber mit den beiden letztgenannten Gebirgsteilen viele Ähnlichkeiten besitzt. In ihrer Erstreckung von Norden nach Süden ändern sich in ihm aber auch die Lebensbedingungen sehr wesentlich, so daß sich in den nördlicheren Teilen ein echtes Waldgebiet ausgeprägt findet, in dem Vertreter der meisten vorhergenannten Gattungen wohnen, während der Süden schon einen deutlichen Übergang zur Flora des mittelamerikanischen Steppengebietes erkennen läßt. Die Schneegrenze liegt meist hoch, in den mittleren Teilen noch über 3000 m.

Das **atlantische Nordamerika** ist in seinen Zonen im ganzen wesentlicher verschieden als das westliche. Der nördliche Teil (Kanada und

die nordöstlichen Vereinigten Staaten umfassend), der südlich etwa bis zum 37° zu rechnen ist, schließt sich unmittelbar dem subarktischen Gebiete an; meist sind die Sommer ziemlich feucht, die Winter kalt und trockener, aber meist nicht trocken. Die Gesamtniederschläge betragen in der Nähe der Küste meist etwa 10 dm oder etwas mehr, im Binnenlande meist 8 bis 9 dm (Hann). Die Hauptwindrichtung ist Sommer wie Winter überwiegend SW, nur in den nördlichen Staaten im Winter meist NW. Der Herbst ist besonders lang und milde (Indian summer), viele Kräuter beginnen daher ihre Blütezeit erst, wenn bei uns die Fröste schon einsetzen (die spätest blühenden Arten unserer Gärten, ausdauernde *Aster* usw.). Gleichfalls berühmt ist die schöne Herbstfärbung der meisten Gehölze, die ihnen den Weg in die europäischen Gärten gebahnt hat; ihre Tracht ist der der hiesigen Bäume und Sträucher oft ähnlich, aber die Zahl der Arten, namentlich mancher Gattungen (z. B. *Quercus*) ist sehr groß. An der Küste herrschen mehr die Laubhölzer (unsere europäischen Gattungen, dazu Tulpenbaum *Liriodendron* usw.; tertiäre Flora s. Ostasien, s. S. 144), im Binnenlande namentlich um die großen Seen die Nadelhölzer, am bekanntesten auch bei uns sind der gemeine Lebensbaum *(Thuja occidentalis)*, die Weymouths-Kiefer *(Pinus strobus)*, die in Europa vielfach forstlich angepflanzt wird, die bekannte Schierlings- oder Hemlock-Tanne *(Tsuga Canadensis)* und Arten unserer Gattungen: Fichten, Tannen, Kiefern.[7]

Die Südstaaten[8] sind in ihrer Florenzusammensetzung und in ihren klimatischen Verhältnissen mehr dem östlichen Asien, besonders China und Japan (s. S. 144) ähnlich, die Niederschläge sind weniger regelmäßig, aber meist reichlich, meist über 12 dm (bis 13 und 14 dm) jährlich. Die Winde aus SW überwiegen im ganzen Jahre. Im südlichen Teile wird Klima und Flora immer mehr tropisch, und durch ihre Vermittelung reichen eine Anzahl tropischer Familien und Gruppen verhältnismäßig weit nördlich, so z. B. die Bambuseen, Palmen, Bromeliaceen, Theaceen usw.; in Südflorida wachsen sogar noch Cycadaceen. Auch die Vegetationsformationen sind z. T. noch ganz tropisch, am bekanntesten unter allen sind die berühmten Cypressswamps der Sumpfzypresse *(Taxodium distichum* s. S. 70, Fig. 49). Hier ist auch die Heimat der *Pinus palustris*, der Lieferantin des so

---

[7] Pound u. Clements, Phytogr. Nebr. I Lincoln 1898. — Cowles, Ec. rel. veget. dunes of Lake Mich. Bot. Gaz. XXVII (1899). — Rydberg, Fl. sand-bills Nebr. Contrib. U. S. Nat. Herb. III (1895). — Kearney, Rep. bot. surv. Dism. swamp. reg. Contrib. U. S. nat. Herb. V (1901).

[8] Bray, Distr. adapt. veg. Texas. Bull. Univ. Tex. LXXXII (1906).

begehrten Pitch-pine-Holzes (die Angabe, daß es von *P. ripida* stamme, ist irrtümlich!); Yellow-pine *(Pinus australis)* wächst auf sandigen „Pine barrens" usw.

Zwischen beide (Ost- und West-) Teile schiebt sich die **Prärien-Provinz,**[9] die sich deshalb mehr dem Gebiete der atlantischen Flora anschließt, weil sie von ihr nicht durch so hohe Gebirgszüge wie die Rocky-Mountains getrennt ist. Ihre Ausdehnung reicht etwa vom Mississippi bis zur kalifornischen Sierra-Nevada (vgl. oben) und vom 54° n. Br. bis zum nördlichen Wendekreise. In den eigentlichen Prärien, östlich der Rocky-Mountains, ist das Klima durch strenge Winter und heiße Sommer ausgezeichnet, so daß also die Vegetationszeit auf wenige Monate beschränkt ist. Die Gesamtregenmenge beträgt oft keine 5 dm im Jahre, steigt aber hier und da namentlich im östlichen Teile bis über 6 (und 7) dm. Da die Winter besonders niederschlagsarm und kalt sind, die größere und auch ausgiebige Regenmenge aber besonders in den Frühsommermonaten fällt, so sind die vortrefflichsten Bedingungen für ein Grasflurklima (Schimper) gegeben, dem ja auch die Vegetation entspricht. Die Winde wehen im Winter sehr überwiegend aus N und NO, sind also sehr trocken und kalt (baumfeindlich), im Sommer aus SO und S (vgl. Hann und Woeikof II. 33 ff.). Besonders einige Gräser, das Grammagras *(Bouteloua)* und das Buffalogras *(Buchloë)* überziehen weite Strecken. In diesen Gebieten dringt auch die Familie der *Cactaceae* weit nach Norden, hier eine Anzahl von Arten (bes. *Opuntia*) erzeugend, die auch in unserem Gebiete noch in Norddeutschland winterhart sind. Nach Süden geht die Flora ebenso wie die des pazifischen Teiles in die des mexikanischen Xerophytengebietes über. Der trockenste Teil zieht sich zwischen den Rocky-Mountains und der Sierra Nevada hin, er ist zum größten Teile völlig wüstenartig und gleicht im Aussehen den Wüsten der alten Welt und ist auch wie viele von diesen in einzelnen abflußlosen Teilen sehr salzreich (Salzwüste). Die Niederschläge sind außerordentlich gering, nur etwa 3 dm und weniger, in einigen Teilen sind sie ziemlich gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt, in anderen ist der Hochsommer, also die Zeit der größten Hitze, fast niederschlagsfrei.

Anhangsweise sei hier bei der nordamerikanischen Flora der von dort eingeführten **Kulturpflanzen** und der bei uns eingebürgerten Gewächse gedacht. Die größte Mehrzahl der bei uns angebauten

[9] Vgl. oben u. Hitchcock, Ecol. pl. geogr. Kansas. in Trans. Ac. St. Louis VIII (1898). — Thornber, Studies Veg. State. in Bot. Surv. Nebr. V Lincoln (1901). — Shantz, Study veget. in Bot. Gaz. XLII (1906).

Nutzpflanzen wird auch in Amerika gezogen, in den Südstaaten auch Reis, Zuckerrohr, Baumwolle usw., die aber wegen der unregelmäßigen Niederschläge nicht so gut gedeihen wie etwa in Ostasien. Neben zahlreichen Ziergewächsen und Nutzpflanzen, auf die schon oben hingewiesen wurde, stammen der Tabak *(Nicotiana tabacum)*, die Scharlacherdbeere *(Fragaria Virginiana)*, Topinambour *(Helianthus tuberosus)*, die „Helianti" *(H. macrophyllns)*, die große Kronsbeere *(Vaccininm macrocarpum)* usw. aus Amerika. Völlig eingebürgert haben sich bei uns einige auch forstlich verwertete Gehölze, so z. B. die „Akazie" *Robinia pseudacacia*, die Balsampappeln *(Populus balsamifera* usw.). Die sogenannte „kanadische" Pappel unserer europäischen Gärten, *Pop. Canadensis* wächst nicht in Nordamerika und ist wahrscheinlich *P. monilifera* × *nigra*. — Eingeschleppt und in Europa völlig eingebürgert, zum Teil zu lästigen Kräutern geworden sind eine größere Anzahl ursprünglich amerikanischer Arten, so die berüchtigte Wasserpest *(Helodea Canadensis* Fig. 68), die seit etwa 70 Jahren in die europäischen Gewässer einwanderte, die Nachtkerze *Oenothera biennis* (Fig. 59—63), das Berufskraut *(Erigeron Canadensis)* u. v. a. (vgl. auch S. 133). Andrerseits sind auch europäische Gewächse in großer Zahl in Amerika und namentlich in Nordamerika heimisch geworden. Vgl. darüber bes. S. 130 ff.

Beim asiatischen wie amerikanischen Waldgebiete war der Übergang nach Süden erwähnt worden in Florengebiete, die durch immergrüne Gehölze und häufigeres Vorkommen trockenheitliebender Gewächse (Xerophyten) ausgezeichnet sind. Ein ähnlicher, wenn auch in vieler Beziehung (durch die eigenartige Verteilung von Land und Wasser) andersartiger, findet sich auch im Süden des europäisch-vorderasiatischen Waldgebietes. Da dieses Gebiet für uns ein spezielles Interesse darbietet, sei es gestattet es hier als besonderen Abschnitt zu behandeln.

Mittelmeer- (Mediterran-) Gebiet

Das Mittelmeergebiet umfaßt sämtliche Küstenländer des Mittelmeerbeckens, die Südküste des Schwarzen und des Kaspischen Meeres, die südliche Krim, Transkaukasien, sowie im Westen den größten Teil der Iberischen Halbinsel. Klimatisch ist das Gebiet im allgemeinen durch heiße trockene Sommer und durch mehr oder weniger regenreiche, milde Winter ausgezeichnet, die im östlichen Teile indessen strenger werden. Die Gebirge ragen z. T. bis in die Schneeregion hinein und lassen daher auch die verschiedensten Florenelemente erkennen. Nach Engler gehören die bekannten immer-

grünen Elemente nicht mehr der arkto-tertiären Flora an, da ihre Reste sich nicht mehr im Tertiär des arktischen Gebietes finden, sondern, da mehrere im jetzt bewohnten Teile fossil vorkommen, schlägt er vor, sie tertiär-boreal zu nennen, der Charakter wurde ihr wesentlich durch die zunehmende Trockenheit aufgeprägt. — Besonders charakteristisch für dieses Gebiet ist neben dem Vorherrschen immergrüner Gehölze die eigenartige Formation der Macchia und der sich ihr anschließenden Strauchformationen, die weithin das Gelände, besonders in der Nähe des Meeres, überziehen. Stellenweise werden diese Macchien durch die niedrigen, dichtstehenden *Cistus*-Arten bei oberflächlicher Betrachtung unseren Heiden nicht unähnlich. Für manche Teile sind die binsenähnlichen Ginster-Arten (oft auch dornig) charakteristisch. Mit den *Cistus* vergesellschaftet sind oft rotbeerige Wachholder-Arten *(Juniperus oxycedrus* und *J. phoenicea),* die immergrünen Eichen *(Quercus ilex* und *Quercus coccifera),* Myrte *(Myrtus communis), Ruscus aculeatus* (der mit seinen roten Beerenfrüchten, die auf den blattartigen kurzen spitzen Zweigen sitzen, bei uns in Blumenläden usw. vielfach Verwendung findet), *Smilax,* Lavendel *(Lavandula)* usw. An weniger exponierten Stellen bildet der Lorbeer *(Laurus nobilis)* dichte Bestände, oder auch Feigen *(Ficus Carica),* echte Kastanien *(Castanea sativa),* die Hopfenbuche *(Ostrya carpinifolia)* u. a. bilden charakteristische Buschbestände.

Große Teile des Landes sind stark entwaldet. Außer einigen unserer mitteleuropäischen Gehölze, die dort hineinragen, sind es namentlich einige Eichen und Kiefern, die charakteristische Bestände bilden, unter den letzteren ist neben der schnellwüchsigen Aleppo-Kiefer *(Pinus Halepensis)* besonders die Pinie *(Pinus pinea),* die durch ihre Tracht sowohl (die bekannten „aufgespannten Schirme" der italienischen Landschaft), als durch ihre eßbaren Samen (Piniolen) und ihren schon im Altertum als Vorbild für Ornamente verwendeten Zapfen allgemein bekannt ist. An felsigen Orten namentlich im westlichen Teile wächst die Zwergpalme *Chamaerops humilis,* die früher noch an der Riviera vorkam. An im Sommer austrocknenden kiesigen und steinigen Flußbetten bildet im nichtblühenden Zustande unseren Weiden ähnliche Bestände der Oleander *(Nerium oleander)* mit *Vitex agnus castus* usw. Von andern bekannt gewordenen wildwachsenden Mediterrangewächsen seien erwähnt: das Esparto- oder Halfa-Gras *(Macrochloa tenacissima),* welches wie ähnliche *(Lygeum spartum* usw.) zu Flechtarbeiten und zur Gewinnung von Papierstoff benutzt wird, die bekannte Meerzwiebel *Urginea maritima* mit brauner (!) Zwiebel (an deren Stelle bei uns häufiger das südafrikanische *Orni-*

thogalum caudatum usw. mit weißlich-grünlicher Zwiebel kultiviert wird), die aus der klassischen Kunst (Säulenkapitäle usw.) bekannten *Acanthus*-Arten. Die Libanon-Zeder *(Cedrus Libani)* vgl. Taf. 2.

Großes Interesse bietet die Mittelmeerflora wegen ihrer mannigfachen Beziehungen zu anderen oft weit entfernten Florenreichen, die

Fig. 69. *Phoenix dactylifera.* Dattelpalmen bei den Pyramiden in Ägypten. (Nach einer käuflichen Photographie.)

auf eine seit langer Zeit verhältnismäßig ungestörte Entwicklung des Gebietes schließen lassen, so hat das Mittelmeergebiet gemeinsam (außer mit Europa): die Heidekräuter (*Erica*-Arten) mit dem Kapland, Abessinien usw., *Oligomeris* mit dem Kapland, Ostindien usw., Lerchensporn *(Corydallis)* mit dem Kapland, Asien und Nordamerika, *Pelargonium* mit Afrika (besonders Kapland und auch Abessinien), Australien und viele andere (vgl. Engler, Entwicklungsgeschichte S. 77—79).

Von Kulturpflanzen des Mittelmeergebietes gehören auch eine

große Reihe zu den allerbekanntesten, deren Produkte uns z. T. fast täglich auch in Deutschland begegnen. Genannt seien: die erst in historischer Zeit eingeführte Dattelpalme *(Phoenix dactylifera,* Fig. 69), die zwar auch in den mittleren und sogar nördlicheren Teilen bis zur Riviera und den Istrischen Inseln ihre Früchte reift, genießbare aber nur im südlicheren Gebiete liefert. Einer der charakteristischsten Bäume mit seinem im Alter durchbrochenen Stamme ist der Ölbaum *Olea Europaea,* der sich so allgemein verbreitet angepflanzt findet, daß man die immergrüne Region des Mittelmeergebietes vielfach als „Région de l'olivier" bezeichnet hat. In neuerer Zeit wird ihm durch die Einfuhr des Arachis-(Erdnuß-)Öls aus den Tropen nach Europa erhebliche Konkurrenz gemacht, und man hat bereits vielfach die Nutzung und Kultur des Ölbaums aufgegeben. Die Feige *(Ficus Carica)* wird schon von alters her in zahlreichen Kulturformen angepflanzt, von denen schon den Alten bekannt war, daß sie gegen Krankheiten weniger widerstandsfähig sind als die wilden, und daß viele von ihnen, denen in den birnenartigen Blütenständen die männlichen Blüten fehlen, nur Früchte bringen, wenn sie durch Einhängen abgetrennter Zweige der wilden Feige *(Caprifico)* von den aus deren Blütenständen jetzt auswandernden Insekten mit Blütenstaub versorgt („kaprifiziert") werden. Die Früchte des Johannisbrotbaums *(Ceratonia siliqua)* spielten gleichfalls schon im Altertum als Viehfutter („Treber der Schweine" der Bibel) eine Rolle, seine Samen (noch heute Karat genannt) dienen in einigen Teilen des östlichen Mittelmeergebietes noch immer (!) zur Abwägung kleiner Mengen von Gewürz usw. (daher der Name des Gewichtes für Edelmetalle und -steine). Weiter sind allgemein bekannt der Granatapfel *(Punica granatum),* gleichfalls im Altertum als Ornament verwandt, die Pistazie *(Pistacia vera),* der Safran *(Crocus sativus),* eine herbstblühende Art, deren Narben den bekannten Safran liefern, Kardun *(Cynara cardunculus)* und die davon abstammende Artischocke *(C. scolymus),* die z. B. in Südamerika (S. 176) sich völlig eingebürgert hat. Nur in einigen Teilen und meist nur in geringerem Umfange werden die riesige Negerhirse (Durra, *Andropogon sorghum*), deren Rispenäste bei uns vielfach zur Anfertigung der „Reis"besen Verwendung finden, der Reis (*Oryza sativa)* in feuchten Niederungen, die Baumwolle (*Gossypium*-Arten) und das Zuckerrohr *(Saccharum officinarum);* überall kultiviert wird der Mais (Fig. 64) und auch Wein.

Vielfach ist der Charakter der Landschaft durch angepflanzte und z. T. völlig eingebürgerte Gehölze und Saftpflanzen beeinflußt worden. Außer den schon als Nutzpflanzen genannten Palmen spielen in Gärten

australische und andere Pflanzen der südlichen Halbkugel, wie *Acacia-*, *Eucalyptus*-Arten[10] eine große Rolle, fast überall aber sieht man die schlanken Säulen der Zypressen (*Cupressus sempervirens,* die „geschlossenen Schirme" der italienischen Landschaft), die nur ganz im Osten des Gebietes und in Persien usw. heimisch sind, aber völlig eingebürgert erscheinen. Unausrottbar sind seit einigen Jahrhunderten die riesige *Agave Americana* und der Feigenkaktus *(Opuntia ficus Indica),* beide aus Amerika eingeführt, denen sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die südamerikanische *Nicotiana glauca,* die südafrikanische *Oxalis cernua* u. a. angeschlossen haben.

Trotz einer verhältnismäßig großen Einheitlichkeit des Mittelmeergebietes, was Kulturpflanzen und auch gewisse physiognomische Züge betrifft, läßt es sich pflanzengeographisch leicht und natürlich in eine Reihe von Provinzen oder Zonen gliedern; das südliche Spanien besitzt viele Beziehungen zum nordwestlichen Afrika, Portugal und ein Teil von Spanien[11] beherbergt viele atlantische Formenkreise, auch der mittlere Teil, Italien mit den Inseln, besitzt eigene Pflanzen, viele Beziehungen zur Balkanhalbinsel[12] und Kleinasien, die östlichsten Teile des Mittelmeergebietes sowohl in Vorderasien als in Nordafrika gehen dann allmählich in das orientalische **Steppengebiet**[13] über, welches seinen unmittelbaren Anschluß an das oben besprochene zentralasiatische Gebiet findet. Dieses Steppengebiet, dessen westliche Ausläufer bis zum ungarischen Flachlande und dem südlicheren Rußland (vgl. auch oben S. 143) reichen, ist durch die Sommerdürre besonders baumarm. Im ganzen nehmen die Niederschläge nach Osten stark ab, als typisch für die klimatischen Verhältnisse mag Südrußland gelten,[14] es besitzt nach Schimper nicht nur ein typisches Grasflurklima, sondern auch baumfeindliche Elemente. Die Menge der Niederschläge schwankt zwischen 37 und 47 cm jährlich, diese Menge, die zwar absolut ausreichen würde, Wald wachsen zu lassen, ist bei der starken Sommerhitze zu gering. Die Winde sind abweichend von dem ganzen europäischen Waldgebiete (auch Nordrußland), wo vorwiegend West- und Nordwest-Winde wehen, im Winter hauptsächlich östliche oder nordöstliche. Diese trockenen Winde stellen hohe Anforderungen an den

---

[10] S. die Abbildung (Fig. 85, S. 187) unter Australien.

[11] Willkomm, M., Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel in Engler-Drude, Vegetation der Erde I.

[12] Beck, G., Die Vegetationsverhältnisse in den illyrischen Ländern; Adamović, L., Vegetation von Serbien. Beide in Engler-Drude, Vegetation der Erde.

[13] Tanfiljew, Südruss. Stepp. Wiss. Erg. Congr. Wien 1905.

[14] Woeikof, Die Klimate der Erde. Jena (1887). II. S. 159 ff. (Tabellen).

Verdunstungsschutz der Pflanzen. Auch im Sommer ist die Luft äußerst trocken; die gesteigerten Niederschläge im Frühjahr und Frühsommer fördern den Gras- und Krautwuchs außerordentlich.

In der ungarischen Ebene[15] ist gleichfalls das durchschnittliche Minimum der Luftfeuchtigkeit sehr gering, auch die Niederschläge sind mit Ausnahme des Frühsommers gering. Die Winter sind meist streng und trocken, die Sommer der größten Mehrzahl nach heiß und trocken, selbst Taubildung fehlt in langen Zeitperioden ganz. Sehr wirkungsvoll ist auch der jedem Besucher der Pußten usw. bekannte fast konstant wirkende trockene Wind, der die etwas höheren Pflanzen an jedem warmen Tage zum Welken bringt, dabei sinkt die Temperatur oft wochenlang im Schatten nicht bis auf 20°. — Also auch hier ein ausgeprägtes Grasflurklima.

Die hohen Gebirge zeigen von ihrem Fuße bis in die Schneeregion die mannigfaltigsten Pflanzenformen; die lebendigste Schilderung des Pflanzenbestandes gab Radde vom Kaukasus.[16] Hier wie auch schon in den südöstlichen europäischen Gebirgen (beginnend etwa im mährischen Gesenke) ist die auffälligste Pflanzengemeinschaft die der Riesenstauden: auf den waldlosen Flächen höherer Lagen sprießt im Sommer ein kräftiger hoher Staudenwuchs, der oft jede Orientierung unmöglich macht. Im Winter herrschen dort dieselben trockenen Winde wie in unseren Gebirgen, die dem Baumwuchs das Gedeihen unmöglich machen (Schimper), so daß jede Vegetation über der Erdoberfläche getötet wird; während des Sommers aber herrscht bei dem dortigen hohen Sonnenstande eine genügende Wärme, und bei reichlicher Feuchtigkeit sprießt in kurzer Zeit ein ungewöhnlich üppiger, kräftiger und hoher Krautwuchs empor.

Längs der Flußläufe ist meist eine üppige Vegetation entwickelt, und vielfach ist die Kultur der nötigsten Nutz- resp. Nahrungspflanzen nur durch künstliche Bewässerung möglich. Die Steppen werden vielfach von kleineren, z. T. dornigen Sträuchern bewohnt, bekannt sind der Saksaul *(Haloxylon ammodendron)*, die Polygonacee *Calligonum* und Chenopodiaceen (*Salsola* usw.), die auch vielfach zur Bindung des Sandes in jenen Gebieten Verwendung fanden. Hier und da ist auf den salzigen Steppen auch die Salzflora sehr ausgeprägt, meist auch gleichfalls Chenopodiaceen, dann auch Beifuß- *(Artemisia-)* Arten, die oft weite Strecken überziehen, andere Köpfchenblüter (Compositen), Zygo-

---

[15] Hunfalvy, Klimatische Verhältnisse ungar. Länderkompl. in Zeitschr. Oest. Ges. Meteor. II. (1867). Tabellen usw.

[16] Radde, G., Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. Engler-Drude, Vegetation der Erde.

phyllaceen usw. Auch Gräser spielen eine große Rolle, namentlich *Stupa*-Arten, Feder- und Haargras, in Ungarn poetisch Waisenmädchenhaar genannt, wegen ihrer langen vom Winde nach einer Seite gekämmten haarartigen Grannen. Stark aromatisch riechende, z. T. Gummiharze liefernde hohe Doldengewächse herrschen gleichfalls stellenweise vor, auch Rhabarber*(Rheum-)*Arten und andere große Stauden ergeben eine charakteristische Physiognomie, wie sie durch die obenbeschriebenen klimatischen Verhältnisse bedingt wird. An den Flußläufen wird als Charakterbaum *Populus Euphratica* bezeichnet, jene eigenartige, in der Jugend weidenähnliche Pappel, die meist als die „Weide" angesehen wird, an die die Juden ihre Harfen hängten, als sie in Babel um Zion weinten.

Die Kulturpflanzen des östlichen Mittelmeer- und vorderasiatischen Steppengebietes gehören mit zu den ältesten und jetzt verbreitetsten. In den östlicheren Teilen des Gebiets werden vielfach die ältesten Kultursitze des Menschengeschlechtes gesucht, in denen schon viele unserer Nutzpflanzen in Kultur genommen wurden. Weizen und Gerste, eine Anzahl unserer Obstbäume (Aprikose usw.), Hülsenfrüchte, der Roggen usw. stammen zweifellos aus dem östlichen Mittelmeergebiete und seinen angrenzenden Ländern, auch der Walnußbaum *(Juglans regia)* hat dort seine Heimat. Die genannten Getreidearten wie auch der Roggen stammen von noch heute wildwachsenden, z. T. ausdauernden Arten ab. Als Heimat des Weizens wurde erst neuerdings durch Aaronsohn[17] Palästina nachgewiesen. — Die Steppenböden sind oft außerordentlich fruchtbar, sobald sie bewässert werden. Aus Turkestan, wie in Südrußland sind die fabelhaftesten Bodenerträge berichtet, im letzteren Lande ist die Schwarzerde (Tschornossiom) als Pflanzenträger berühmt, so kommt in Turkestan z. B. Luzerne bis 5 m und Hanf gar bis 7 m Höhe vor. — Der durch allmähliche Aufwehungen entstandene Lößboden[18] ist außerordentlich dürr.

Als westlicher Anschluß an das Mittelmeergebiet sei das **makaronesische Übergangsgebiet**[19] hier angefügt. Die Flora erweist sich im wesentlichen als aus Typen des Mittelmeergebietes zusammengesetzt, aber auch die der afrikanischen Flora sind reichlich vertreten. Nament-

---

[17] Üb. Paläst. u. Syr. wildw. Getr. in Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien LIX (1909).

[18] Vgl. F. v. Richthofen, China.

[19] Krause, E. H. L., in Engl. Bot. Jahrb. XIV (1892). — Christ, Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. Ebendort VI (1884). — Bolle, C., Botanische Rückblicke. Ebendort XVI (1893). — Schröter, C., Exc. Canar. Ins. Zürich 1908. — Sonst vgl. Engler in Wiss. Beitr. 100 jähr. Wiederk. A. v. Humb. Reise 1899. S. 75.

lich die letzteren liefern eine große Zahl der eigenartigsten und charakteristischsten Formen, so wächst hier beispielsweise eine eigene Art der Dattelpalme *Phoenix Jubae (= Ph. Canariensis)*, eine Candelaber-Wolfsmilch *Euphorbia Canariensis* und der sehr bekannte, im Alter riesig groß werdende Drachenbaum *Dracaena draco*. Eine Reihe von Vertretern allgemein bei uns verbreiteter Gattungen nehmen dort eine sehr abweichende charakteristische Tracht an, sie werden halbstrauchig bis strauchig und inmitten der zu Rosetten gedrängten Blätter stehen die großen Blütenstände, so bei *Echium* (Natternkopf) und *Sonchus* (Gänsedistel). Auch die formationsbiologischen Verhältnisse des Gebietes sind äußerst interessant, da von trocknen regenarmen Außenstreifen bis zu feuchten nebeligen Gebirgsteilen sich die mannigfaltigsten Lebensbedingungen vorfinden.

(Palaeotropisches Florenreich)

Wie (oben S. 39) aus der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt hervorging, ist die Flora der Tropen neben einer Anzahl älterer oder meist jüngerer Tropen-Kosmopoliten ziemlich gut nach den beiden Halbkugeln geschieden. Die alte Welt hat eine große Zahl gemeinsamer Formenkreise, die der neueren Welt völlig fehlen und umgekehrt. Nur eine Reihe ozeanischer Inseln nimmt naturgemäß in dieser Hinsicht eine gewisse Mittelstellung ein.[20]

Nordafrikanisch-Indisches Wüstengebiet

Dies Gebiet schließt sich räumlich dem eben besprochenen Mittelmeergebiet unmittelbar an und hat mit ihm, namentlich seinen trockeneren Teilen, auch viele Charakterpflanzen gemeinsam, eine scharfe Grenze ist besonders im Osten nicht zu ziehen; dort ist es bis zur indischen Wüstenprovinz auszudehnen.

Die Sahara[21] ist der ausgedehnteste Wüstenteil in diesem trockenen Ländergürtel, sie zieht sich südlich bis zu 16° n. Br. Die Sommertemperaturen dieses ausgeprägten Xerophytengebietes sind außerordentlich hoch, in einem großen Teile des Wüstengebietes beträgt beispielsweise die Julitemperatur 36° und darüber. Die Niederschläge sind in einigen Gebieten absolut niedrig, öfter erreichen sie 20 cm im Jahre kaum, in anderen sind sie höher und können bis 50 cm und mehr betragen, oft aber sind sie dann sehr wechselnd, d. h. auf einige trockene Jahre kommt ein feuchtes (Cairo[22]) und außerdem fällt fast überall

[20] Ausführliche Listen vgl. Engler, Vers. e. Entwick.-Gesch. II. 297 ff.

[21] Hochreutiner, Le Sud-Ornais in Ann. Cons. Jard. Genève VII, VIII (1904). — Flahault, Rep. herb. Oran in Bull. S. B. France LIII (1906).

[22] Vgl. Meteorolog. Zeitschr. 1891. 419.

die Zeit der Sommerhitze mit der größten Regenarmut zusammen. Die Winter sind meist milde, doch sinkt bei großer Lufttrockenheit die Temperatur ot recht beträchtlich, selbst in der Sahara bis unter 0° (Ascherson), so daß sehr erhebliche Tagesschwankungen vorkommen (ca. 30°).[23] Die nördlicheren (Tripolitanien bis Unterägypten) und die südlicheren (an den Sudan grenzenden) Striche sind besser gestellt, die ersteren haben einen gewissen Anteil an den Winterregen des Mittelmeergebiets, die letzteren an den Zenitregen des Sudan.

In der Sahara selbst ist die Vegetation stellenweise außerordentlich dürftig, nur in den Talfurchen mit Bodenwasser (Wadis) usw. ist sie etwas reichlicher. Ascherson traf auf 3 Tagesreisen, also auf ca. 1 Breitengrad, keine Spur einer Pflanze, andere pflanzenleere Strecken sind noch größer. Nach den Wasserstellen (Oasen) zu nimmt die Flora langsamer oder schneller einen freundlicheren Charakter an.[24]

Die **ägyptisch-arabische Wüste,** die natürlich von der westlich des Nil ausgedehnten Sahara nicht scharf zu scheiden ist, hat in den meisten Teilen ziemlich regelmäßige Winterregen und ist daher günstiger gestellt, pflanzenreicher. Ihre Flora ist bezüglich ihren Anpassungen usw. in hervorragender Weise von Volkens[25] untersucht worden (vgl. ökologische Pflanzengeographie), er schildert die eigenartigen Vegetationsformationen. Kahle und behaarte, oft am Boden lang kriechende Halbsträucher, die meist dichte Gebüsche bilden, sind ebenso auffällig wie die sukkulenten Kräuter oder solche mit dicken Wachs- oder Salzausscheidungen. Ähnlich gestaltete Pflanzenvereine fand er am Kilimandscharo.

Mit dem Mittelmeergebiete gemeinsam besitzt es die Tamarisken, die meisten Gehölze sind aber afrikanischen Ursprungs, so die Dattelpalme *(Phoenix dactylifera,* Fig. 69), einige *Acacia*-Arten (Fig. 71), z. T. auch Gummi Arabicum liefernde, und die charakteristische Coloquinthe *(Citrullus colocynthis).* Besonders bekannt geworden ist auch die Erdflechte *Lecanora esculenta,* die ohne festzuwurzeln lebt, daher vom Winde hin- und hergetrieben öfter in Mengen zusammengeweht („Regen") und vielfach als das Manna der Bibel angesprochen wird.

Wie auch in anderen Wüstengebieten sind stechende, dornige Pflanzen im ganzen Gebiete häufig, selbst stark stechende Gräser *(Aristida,*

---

[23] Ascherson beobachtete in der Libyschen Wüste an einem Tage + 27°, in der darauffolgenden Nacht — 4°.

[24] Vgl. auch Massart, Voy. bot. Sahara. Bull. Soc. Bot. Belg. XXXII (1904).

[25] Volkens, Georg, Zur Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Sitzb. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1886. — Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.

Vilfa) sind verbreitet. — Daneben sind einjährige Kräuter bemerkenswert, die nur in der Feuchtigkeit ihre Samen ausstreuen (*Anastatica, Odontospermum* [Fig. 70], vgl. Ökol. Pflanzengeogr. usw.).

Die Kulturpflanzen sind außerhalb des alten Kulturlandes Ägypten nicht sehr zahlreich. Die allenthalben wichtigste Pflanze ist die Dattelpalme *(Phoenix dactylifera* [Fig. 69]*)*, die allein in den Oasen das Bestehen der Siedelungen ermöglicht. Von den ägyptischen Kulturpflanzen, wo neben den nordischen Getreidearten auch tropische, Reis,

Fig. 70. Eine „Rose von Jericho" *(Odontospermum [Asteriscus] pygmaeum)* links trocken, rechts wieder befeuchtet. (Orig. E. Graebner.)

Durra, Zuckerrohr und Baumwolle, angebaut werden, sind hier und da einige verbreitet; daneben finden sich noch die schleimigen Gemüse Bamia *(Abelmoschus)* und Meluchia *(Chorchorus olitorius)* und der Nebeq *(Zizyphus spina Christi)*.

Das **westasiatische Wüstengebiet**[26] stellt die nordöstliche Fortsetzung der genannten Wüsten dar, es geht unmittelbar in die zentralasiatischen Wüsten über, die ihre Ausläufer bis zum westlichen China entsenden (s. Zentralasien S. 145).

Afrikanisches Wald- und Steppengebiet[27] (Tropisches Afrika, Sudan)

Quer durch den großen afrikanischen Kontinent zieht sich dieses große, in seiner physiognomischen Gestaltung so außerordentlich man-

[26] Buhse, Nachr. Pfl. u. gr. Salzwüste Pers. Bull. Soc. nat. Morc. XXIII (1850). — Stapf, Der Landschaftscharakter der persischen Steppen und Wüsten. Österr.-Ungarische Revue 1888.

[27] Literatur, welche durch die Kolonial-Bestrebungen der letzten Jahrzehnte sehr angeschwollen ist, vgl. Engler, A., Pflzw. Afrikas in Engler-Drude, Vegetation der Erde.

nigfaltige Gebiet, welches in seinen feuchten Teilen tropischen Wald trägt, in den ausgedehnten trockenen Teilen aber Steppe, die das Waldgebiet häufig unregelmäßig durchsetzt und hier und da sogar Wüstencharakter annimmt. Die höheren Gebiete, die das Gebiet durchziehen, tragen auf ihren Höhen vielfach Elemente des Mittelmeergebietes und auch nicht wenige der kühleren nördlich gemäßigten Zone. — Von den zahlreichen Florenprovinzen usw. und ihren eigenartigen Vertretern seien hier nur die wichtigsten genannt (in der in der Einleitung genannten großangelegten Vegetation der Erde sind über Afrika, speziell das tropische 5 Bände von A. Engler erschienen.

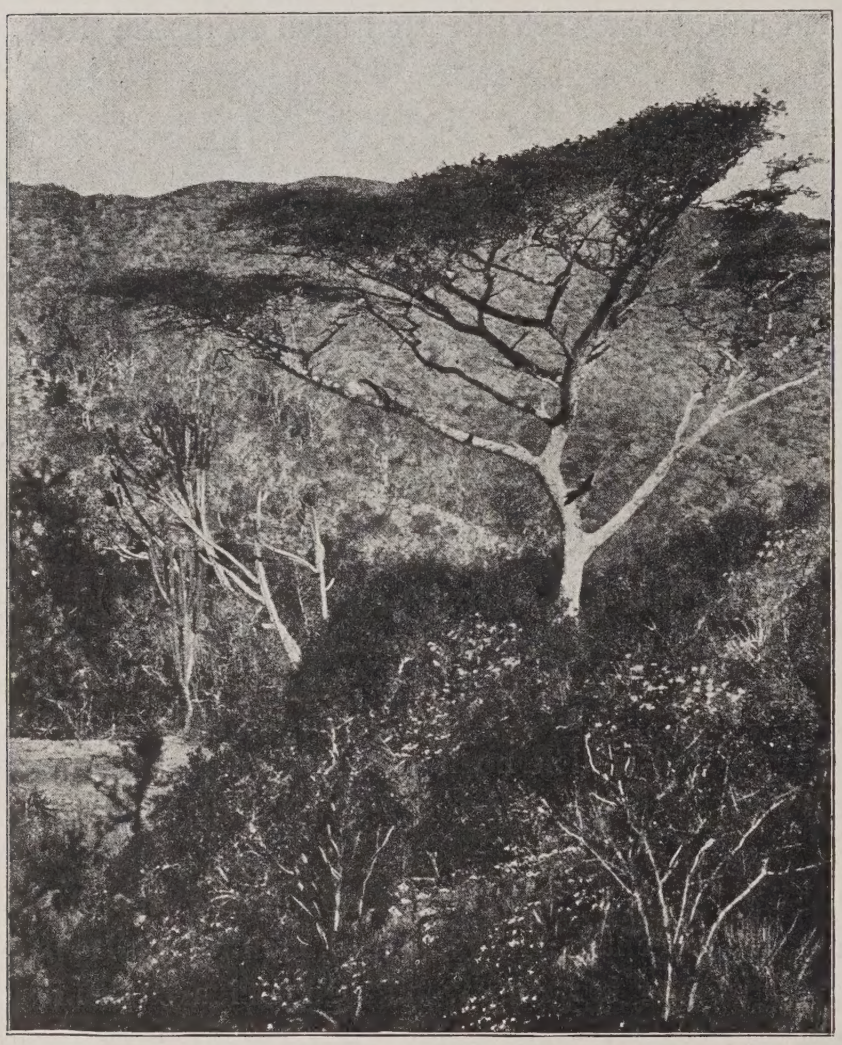


Fig. 71. Gummi-Akazie in der Erythraea. (Nach Escherich.)

Der Südrand der Sahara vom Senegal bis Nubien wird von einer Zone von Gummi-Akazien (*Acacia verek* u. a., Fig. 71) begleitet, südlich reicht das Gebiet bis etwa 20° südl. Breite, dann grenzt das südliche Wüstengebiet und darauf das der Kapflora an. Das Waldgebiet (Regenwald), ausgezeichnet durch hohe Niederschläge (stellenweise über 2 m im Jahre), überwiegt stellenweise im westlichen Teile und auf große Strecken im Kongo-Gebiet, während im Osten meist das Steppengebiet überwiegt. In den meist mit Steppen bedeckten Plateaus haben die Flußläufe einen Saum aus hohen Wäldern („Galerie-Wälder; Schweinfurth, Piaggia u. a.). Die Steppen stellen sich dar als lichte Wälder ziemlich niedriger, oft dorniger laubwechselnder Bäume (Obstgartensteppe Volkens, wegen der

Ähnlichkeit mancher mit unsern Obstpflanzungen) oder der Boden ist mit Gras (Fig. 72) und Kräutern bedeckt (Savanne). Zwischen diesen beiden Steppenformen finden sich die mannigfachsten Übergänge. Die klimatischen Verhältnisse der Einzelgebiete sind in dem großen Kontinente naturgemäß sehr wechselnd; im wesentlichen haben die Steppengebiete[28] unter 150 cm Regen. Ist es während der Vegetationszeit sehr heiß und ist sie durch größere Trockenperioden unterbrochen, so herrschen Gehölze vor, die auch als niederer Dornwald und Dorngebüsch noch erhalten bleiben, wenn die jährliche Niederschlags-

Fig. 72. Offene Grassteppe in Ost-Afrika, mit Akazien. (Nach Schröder.)

menge unter 90 cm sinkt. Je mehr die Feuchtigkeit abnimmt, desto lichter und niedriger wird der Bestand, und die Formation geht in die Halbwüste (Schimper) über, wie sie Volkens[29] vom Fuße des Kilimandscharo anschaulich abbildet und beschreibt. Herrscht dagegen während der Vegetationszeit ein milderes Klima mit reichlichen nicht oder wenig unterbrochenen Niederschlägen (die Vegetationsruhe wird dann durch ausgeprägte windige Trockenzeiten, in denen es auch frieren kann, bewirkt), so ist das Grasflurklima gegeben und die Savanne herrscht. Während am oberen Nil die Haupttrockenzeit in den Dezember bis Februar fällt, dauert sie in manchen Gebieten Zentral-

[28] Meteorol. Ztschr. 1888. 395 (Westafrika), 1887. 421 (Zentralafrika), 1889. 109 (Ostafrika).

[29] Volkens, G., Der Kilimandscharo, Berlin 1898. Fig. 350.

afrikas vom Mai bis Oktober, und im Westen am Congo (Taf. 3) und in Loango fällt sie in den Sommer bis Spätsommer. Während die Regionen des Regenwaldes eine gleichmäßigere Verteilung der Feuchtigkeit über das ganze Jahr und über 180 cm Regenhöhe haben, ist in den meisten Teilen eine deutliche Periodizität der Witterung zu bemerken; es bilden sich feuchte und trockene Zeiten, die ersteren werden durch die herrschenden Südwest- resp. Südostwinde gebracht. Je ausgeprägter der Wechsel, d. h. die Trockenperioden sind, desto mehr nähert sich die Vegetation der Steppe. Wird durch Gebirge usw. die Luftströmung

Fig. 73. Riesensykomore bei Ghinda in der Erythraea. (Nach Escherich.)

zum Aufsteigen gezwungen, so wird wie überall auf der Erde dort ein Maximum an Regen vorhanden sein, an der Rückseite des Gebirges dagegen die Trockenheit desto mehr herrschen. Die Hochgebirge des Kontinents zeigen zum großen Teile Anklänge an europäische Gattungen, ja unseren Arten ganz außerordentlich nahe stehende Formen finden sich in auffallender Zahl vor.[30] (Vgl. auch Taf. 4, 5.)

Die Regenwälder des Westens sind im ganzen wesentlich von denen des Ostens verschieden, sie zeigen eine Reihe charakteristischer Beziehungen zu denen Südamerikas, sie sind aber weder so reich an Formen wie die Südamerikas noch wie die des Monsungebietes, an sie gebunden scheint die bekannte Ölpalme *Elaeis Guineensis* (Taf. 6), diese wichtige Nutzpflanze der Westküste. In dem Savannengebiete

[30] Vgl. Engler in Festschr. zu Aschersons 70. Geburtst. Berlin 1904.

haben sich manche Gräser, die z. T. während der Regenperiode Reiter und Pferd verbergen können, und auch eine Anzahl charakteristische Holzgewächse durch das ganze tropische Afrika verbreitet, so der dicke Affenbrotbaum (*Adansonia digitata*, Baobab), die Bambuspalme *Raphia vinifera*, der Wurst- oder Elephantenbaum *(Kigelia)*, der Butterbaum *(Butyrospermum)* usw. Einige andere reichen in ihrer Verbreitung bis zum Monsungebiet, andere kommen auch in Amerika vor. — Besonders charakteristische Typen des Gebietes sind dann weiter noch der berühmte *Cyperus papyrus*, aus dessen Mark die alten Ägypter ihre Papyrus herstellten, die Banane *(Musa ensete)*, die kaktusähnlichen Euphorbien, mehrere *Ficus*-Arten z. B. die bekannte Sykomore, *F. sycomorus* (Fig. 73), die baumartigen oder dickfleischigen Liliengewächse, die *Dracaena*-Arten, die sehr zähe Gespinstfasern liefernde *Sanseviera*, die den amerikanischen Agaven ähnliche *Aloë* usw.

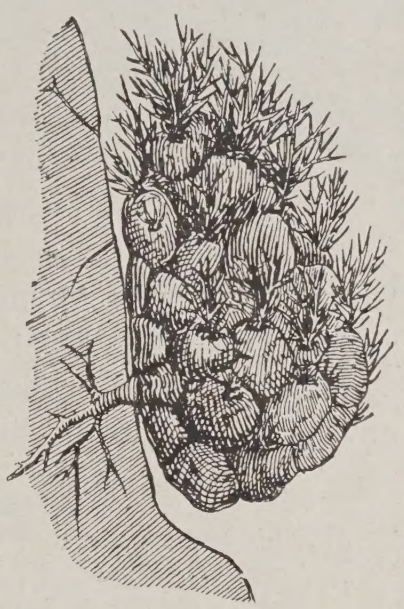


Fig. 74. Igelstamm (*Echinothamnus Pechuelii*). (Nach Engler.)

Auch von den Kulturgewächsen seien hier die wichtigsten erwähnt, eine Reihe von ihnen hat Afrika mit Indien und dem Monsungebiet gemeinsam. Unter den Getreidearten sind schon durch die Größe die zahlreichen Durra-Formen *(Andropogon sorghum)* auffällig, von Hülsenfrüchten sind die Bohne *Vigna Sinensis* var. *sesquipedalis* (= *Dolichos lubia)* usw., nicht zu verwechseln mit den in Amerika heimischen, jetzt bei uns gebauten echten Bohnen-*(Phaseolus-)*Arten, und die in der Erde ihre Früchte reifende Erderbse *(Voandzeia subterranea)* und Erdbohne *(Kerstingiella)*. Jedenfalls von afrikanischer Heimat sind die jetzt weit verbreiteten *Ricinus communis* und die Wassermelone *(Citrullus vulgaris)*, die jetzt allgemein in heißen Ländern als erfrischendes Nahrungsmittel eingeführt ist. Eine große Rolle spielen jetzt als Anregungsmittel die Präparate der Cola-Nuß *(Cola acuminata)*, die wirksamen Samen sind leider nur von geringer Haltbarkeit; sie besitzen die anregende Wirkung des Alkohols und ähnlicher Mittel (Kaffee, Tee), ohne daß sie die schädlichen Nebenwirkungen haben sollen. Weiter ist wohl frühzeitig aus Afrika nach Arabien eingeführt der Kaffeebaum *(Coffea Arabica)*, der jetzt in zahlreichen Formen verbreitet ist. Eine Anzahl von kautschukliefernden Pflanzen und auch Gewürzen sind gleichfalls in Afrika heimisch. —

Aber auch Kulturpflanzen amerikanischen Ursprungs sind in Afrika jetzt allgemein verbreitet, so der spanische Pfeffer *(Capsicum)*, die

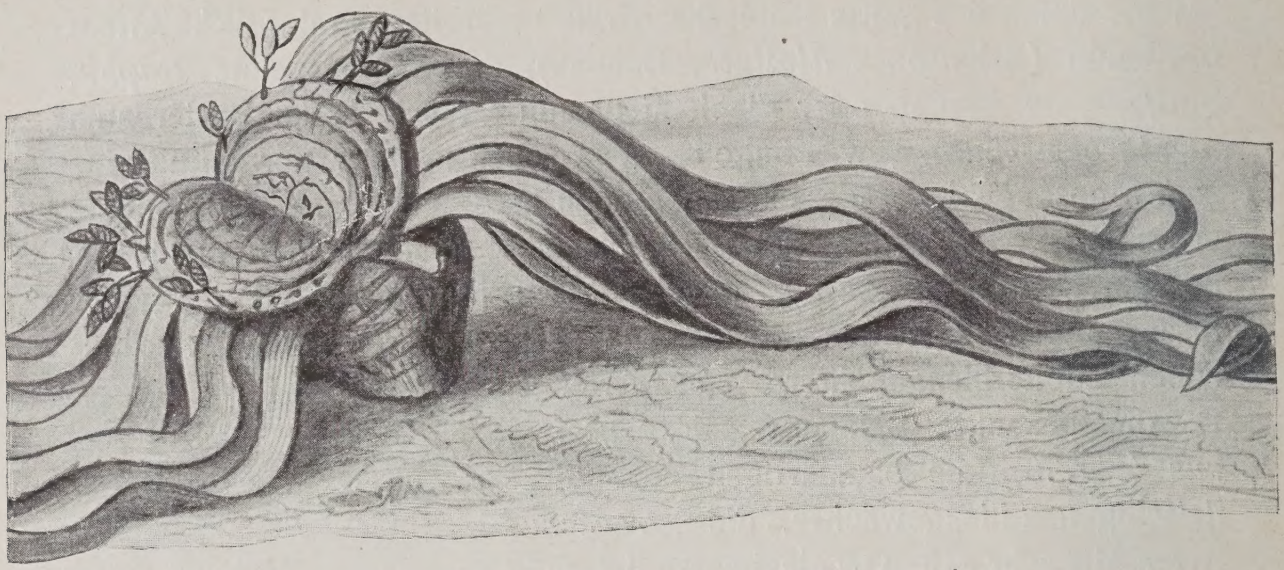


Fig. 75. Welwitschie *(Tumboa)*. (Nach Kohl.)

Erdnuß *(Arachis hypogaea*, vgl. S. 153), der Melonenbaum *(Carica papaya)*, Bataten, Maniok usw.

Während die ostafrikanische Steppenregion sich im Charakter fast unverändert südlich bis zum Transvaal fortsetzt, ist namentlich die sich anschließende **Kalahari,** die sich etwa bis zum Gariep (dem Oranje-River), der Nordgrenze der echten Kapflora (18—30° s. Br.) erstreckt, in vielen Dingen sehr ausgezeichnet. Das Land ist charakterisiert durch spärliche und namentlich unregelmäßige Sommerregen, die meist unter 30 cm bleiben und auch an der Westküste vielfach ganz aufhören, so daß dort vielerorts eine außerordentlich ärmliche Vegetation herrscht. Außer einer geringeren Steigerung im Spätsommer oder Herbst (schwankend zwischen Februar und Mai) ist die Verteilung über das Jahr ziemlich gleichmäßig gering.[31] Savannen

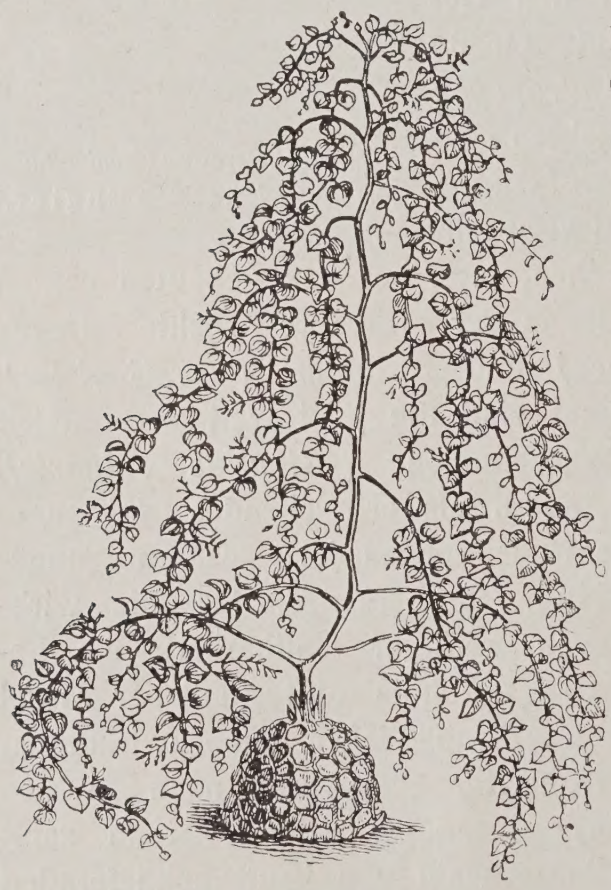


Fig. 76. Schildkrötenpflanze *(Dioscorea [Testudinaria] elephantipes)*. (Nach Pax.)

[31] Meteorolog. Zeitschr. 1893. 233.

und lichte Wälder beherrschen die Vegetation; weite Strecken sind oft von niedrigen, sukkulenten Sträuchern bedeckt. Eine der auffälligsten Pflanzenformen der ganzen Erde ist die Welwitschie (*Tumboa Bainesii*, Fig. 75), die in ihrem ganzen Leben nur die zwei fast holzigen in riemenartige Stücke zerspaltenden Blätter an ihrem fast knollenartigen Stamm trägt. Auch andere Gewächse mit knollen- oder zwiebelartigen Verdickungen über (Fig. 76, 77) oder unter dem Erdboden sind hier häufig, dazu oft dickfleischige Wurzeln und fleischige sukkulente Blätter. Natürlich fehlen auch saftige dicke Stengel (Kakteenform), Dornsträucher usw. nicht, kurz, wenige Länder zeigen so mannigfache Anpassungen an das Steppen- und Wüstenklima (vgl. ökologische Pflanzengeographie).[32] Durch die Steppengebiete der Roggevelt und der Karroo[33] schließt sich hier an das

Fig. 77. *Harpagophyton*, Knollengewächs aus Südafrika. (Nach Engler.)

Gebiet des Kaplandes

Die genannten Steppengebiete, die in der Karroo sogar wüstenartig werden, haben spärliche Sommerregen. Ihre Vegetation ist stark durchsetzt mit strauchartigen Körbchenblütern, weiter dominieren sukkulente Pflanzen, so *Mesembrianthemum*-Arten (Mittagsblumen, weil sie, wie auch bei uns in der Kultur, nur in der Mittagssonne ihre oft prachtvoll gefärbten Blüten öffnen, Taf. 7), *Aloë*, Crassulaceen, die kaktusähnlichen Stapelien und andere. Vielfach sind die Bestände durchsetzt mit Zwiebel- und Knollengewächsen, die nur kurze Zeit ihre oberirdischen Organe behalten und auch z. T. zu den schön blühenden Gewächsen gehören; an

---

[32] Vgl. bes. Bolus in Engler-Drude, Veget. der Erde. — Schinz, H., Deutsch-Südwestafrika. 1884—87 und die Deutsche Interessensphäre in Südwestafrika. Fernschau (Aarau) IV (1890). — Schenck, A., Das deutsch-südwestafrikanische Schutzgebiet, Verh. Ges. Erdk. Berlin 1889.

[33] Weiß u. Yapp, Sketches. New Phytol. V (1908).

anderen Orten überwiegen wieder kurzlebige einjährige Pflanzen, die die kurze Regenperiode zu ihrer Entwicklung benutzen.

Den südlicheren Teil des Kaplandes nimmt aber eine sehr abweichende Flora[34] ein mit wenigstens in bestimmten Jahreszeiten reichlichen Niederschlägen. Im Südosten herrschen reichliche Sommerregen und die Flora ist charakterisiert als eine Ausstrahlung des tropischen Gebietes. In einigen Außenstrichen steigt die Regenmenge bis über 1 m (besonders im nördlich angrenzenden Natal), meist aber beträgt sie nur 6 bis 6,5 dm. Meist im April bis Mai sinkt die Niederschlagsmenge, um im Juni oder Juli, also Mitte des Winters, ein mehr oder weniger großes Minimum zu erreichen und im Frühjahr wieder zu steigen. Je stärker nach dem Binnenlande zu die winterliche Trockenheit ausgeprägt ist, desto stärker kommen Grasfluren (Steppen) zur Entwicklung.

Hier sind neben Baumfarnen (*Hemitelia, Todea barbara* auch in Australien), Cycadeen, Palmen (*Phoenix reclinata*, Taf. 4), Musaceen u. a. vertreten.

Im südwestlichen Gebiete (Region der Heidekräuter, Bolus) aber konzentriert sich die eigenartige und mannigfaltige Kapflora, von der S. 152 usw. die Rede ist. Von den 60 bis 75 cm (genaueres bei Dove)[35] Regen, die hier alljährlich fallen, kommt die größte Menge als Winterregen hernieder, die Sommer sind im allgemeinen trocken, die relative Luftfeuchtigkeit bleibt aber auch dann hoch. Durch die Eigenart des Klimas wird das Vorherrschen immergrüner Gewächse, und zwar zum großen Teil Hartlaubpflanzen (Schimper), bedingt; physiognomisch zeigen sich also auch Anklänge an Teile des Mittelmeergebietes, namentlich auch durch die zahlreichen Winter- und Frühlingsblüher. Die Vertreter dieses Gebietsteiles werden in großer Zahl bei uns in den Gewächshäusern kultiviert. Allein aus der Gattung *Erica* sind mehrere hundert Arten von hier bekannt, eine Reihe von ihnen wird bei uns in Töpfen gezogen; auch als Heimat zahlreicher Pelargonien („Geranien" der Gärten), Diosmen (Götterduft), *Oxalis* usw. ist das Gebiet bekannt geworden, die neben schönblühenden Liliaceen, Iridaceen usw. zum Teil bei uns als Zierpflanzen gezogen werden. Von den Zwiebel- und Knollengewächsen werden neuerdings alljährlich große Mengen durch die Pflanzenhändler bei uns eingeführt

---

[34] Bolus, Distribution of South African plants. Cape Argus 1878 (Deutsch: Leipzig 1888; Grundzüge) und Gardeners' Chronicle 1879. XI. 41 ff. — Scott Elliot, Notes on the regional distribution of the Cape Flora. Transatl. bot. Soc. Edinb. XVIII (1891). — Marloth.

[35] Klima des außertropischen Afrika. Göttingen 1888 und Klimatol. 3. Aufl.

und feilgeboten. Hier ist auch die Heimat unserer „Calla" der Zimmer, der *Zantedeschia Aethiopica.* — Eins der interessantesten Gehölze, dessen silberweiß behaarte, fast weidenartige Blätter bei uns nicht selten als Lesezeichen im Handel sind, ist der Silberbaum *Leucadendron argenteum;* er gehört einer Familie *(Proteaceae)* an, die abgesehen von ihren merkwürdigen Formen dadurch interessant ist, daß sie allen drei Kontinenten der südlichen Halbkugel gemeinsam ist (vgl. Seite 71).

Eine besondere Eigenart der Kapflora muß noch erwähnt werden, nämlich, daß sie absolut baumarm ist. Soweit Bäume urwüchsig in das Kapland hineinragen, gehören sie zumeist den tropisch-afrikanischen Florenelementen an. Vielfach hat man unsere europäischen Waldbäume oder auch die Australiens usw. eingeführt und angebaut; dadurch ist in der Nähe der Siedelungen vielfach der Charakter des Landes verloren gegangen. Unsere heimischen Erlen haben sich völlig an den Wasserläufen eingebürgert.

Ähnlich wie mit diesen Waldbäumen ist es auch mit den Kulturgewächsen: nur wenige sind heimisch, wie das Kaffernkorn *(Andropogon Caffrorum),* die meisten sind eingeführt: unsere Weinrebe ebenso wie die Apfel- und Birnbäume, Pfirsich (Krankheiten vgl. Marloth), Rosen usw. Bei vielen Obstgehölzen, die gut gedeihen und fruchttragen, wird der Verlust des Aromas in jenem Klima beklagt.

Neben den Südatlantischen Inseln, die z. T. von der Flora des tropischen Afrika abweichende Verhältnisse zeigen, bietet dann das **malagassische Gebiet,** darunter namentlich die Insel Madagaskar vieles Interesse. Es ist besonders reich an endemischen Formen und zeigt so mancherlei Beziehungen, daß die Genesis ihrer Flora den Pflanzengeographen manches Rätsel aufgegeben hat. Die meisten Anklänge sind natürlich an die afrikanische Flora vorhanden, aber auch die zur indischen und besonders malesischen Flora sind zahlreich, ja sogar zu den Kanarischen Inseln und Südamerika fehlen nicht;[36] mit dem letzteren Lande besitzt es beispielsweise die Gattung *Ravenala* gemeinsam, deren Vertreter *R. Madagascariensis,* der „Baum der Reisenden" (Taf. 8), wegen seiner riesigen, gleich den Strahlen eines Fächers streng in einer Ebene stehenden bananenartigen Blätter jetzt überall in den wärmeren Ländern angepflanzt wird. — Hier schließen sich die Comoren, dann die Mascarenen und Seychellen an und leiten so vielfach über zum

[36] Genaueres vgl. Engler, Vers. e. Entw.-Gesch. II. S. 291—294.

Vorderindischen Gebiete

Es wird vielfach mit dem afrikanischen verbunden. Diels[37] zieht beide Gebiete zusammen und stellt ihnen mit dem Malesischen Gebiete wegen der großen Zahl sehr eigenartiger Typen das der Kapflora als eigenes kleines Florenreich gegenüber. Der den meisten Regen bringende Wind ist der Südwest-Monsun, und je nach dem Relief des

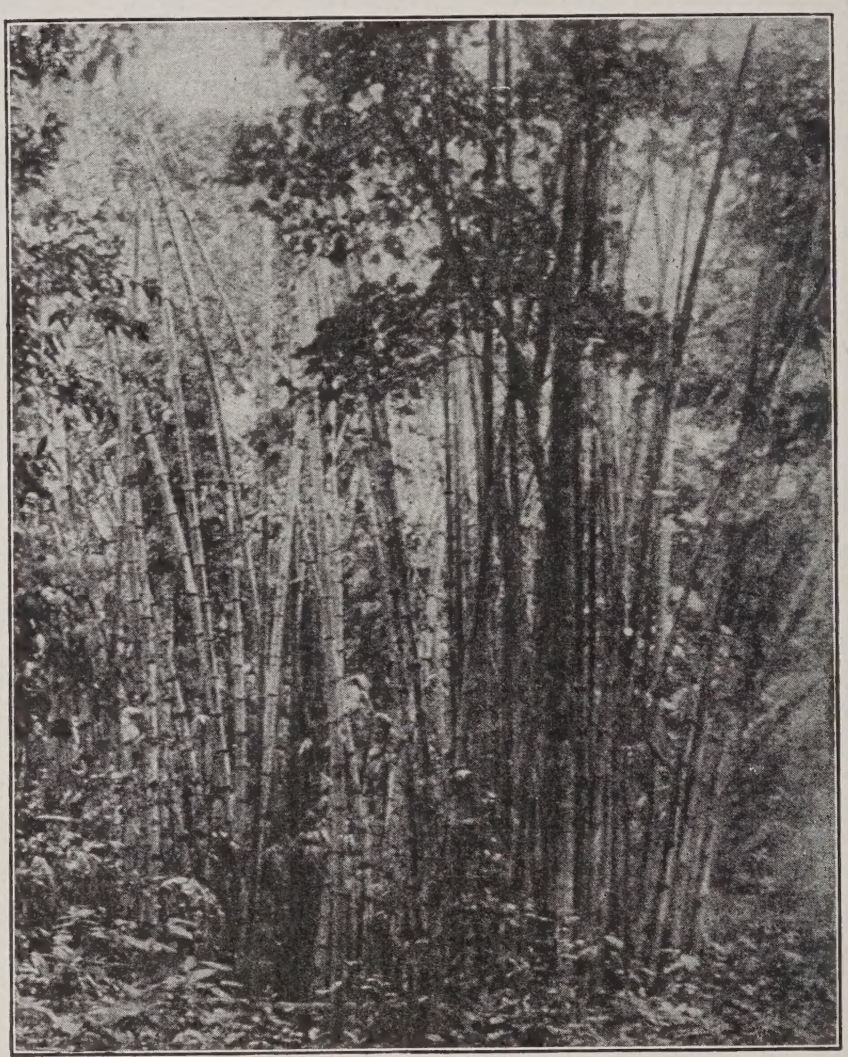


Fig. 78. Bambuswald auf Borneo. (Nach Hub. Winkler.)

Bodens wechseln auch hier regenreiche (am Ganges und Bramaputra), von dem genannten Winde direkt getroffene, und regenarme Gebietsteile ab; ein feuchtes Klima zeigen überwiegend die Westküsten von Vorderindien; im größten Teile des Landes regnet es aber viel spärlicher, auf dem Plateau von Dekan sind sogar einige regenlose Gebiete anzutreffen. Im mittleren Teile beträgt die Regenhöhe nach Hann meist 0,75 bis fast 2 m. Baumwuchs ist hier fast überall zu finden, je nach der Regenmenge ist er als Dornwald, Steppenbusch usw.

[37] Pflanzengeographie in Sammlung Göschen. Berlin u. Leipzig.

ausgebildet, während der Vegetationszeit herrscht meist eine große Hitze; in den Frühjahrs- und Wintermonaten fällt meist wenig, oft sehr wenig Regen.[38] Nach dem ziemlich regenarmen (ca. 3,5 bis 7,5 dm) Nordwesten zu findet sich ein allmählicher Anschluß an die Wüstengebiete, die zur Sahara überleiten (s. S. 157). Im Himalaya ist bereits ein deutlicher Unterschied zwischen Sommer- und Wintertemperatur ausgeprägt.

In keinem Lande der Tropen hat so frühzeitig die Kultur begonnen und hat sich so rasch ausgedehnt wie in Vorderindien. Sicher ist dadurch viel in der Flora verändert worden, viele Arten sind eingeführt und haben sich im Laufe der Jahrtausende eingebürgert, so daß oft vielfach die Urwüchsigkeit nicht irgendwie sicher festgestellt werden kann. — In den feuchteren Teilen ist die Vegetation außerordentlich üppig (Taf. 9), und schier undurchdringliche Urwälder überziehen weite Strecken. Bekannt sind die häufig aus *Bambusa* (vgl. Fig. 78, Taf. 10), aber auch Pflanzen ganz anderer Familien gebildeten Dickichte, Djangel (Jungle, Dschungel) genannt. Ähnlich besitzt sie wie auch andere charakteristische Vegetationsformationen, die Kletterpalmen, meist *Calamus*-Arten (Fig. 120; ihre Stengel: „Spanisches Rohr, Stuhlrohr", geschält: Peddigrohr) das östlich angrenzende Monsungebiet.

Die Kulturpflanzen sind sehr zahlreich; außer einer Anzahl von solchen, die auch im afrikanischen Kontinent gebaut werden, hat Vorderindien viele mit dem jetzt zu besprechenden Monsun-Gebiete; dort sollen die wichtigsten am Schlusse genannt werden.

Monsungebiet

Vom tropischen Himalaya[39] über die östlichen der Indischen Halbinseln erstreckt sich dieses Gebiet über die Malesischen Inseln bis nach dem tropischen Australien und nach Neuseeland. Auch hier bringt der Südwest-Monsun die meisten Regen, und die Lagen, an denen der genannte Wind wirkt, haben ein feuchtes Klima, so die Westküste Hinterindiens nebst den Abhängen des Himalaya, Malakka, die großen Sunda-Inseln[40] (Taf. 13) usw. Im östlichen Himalaya liegen mit die regenreichsten Teile der Erde. In den meisten Strichen, die mit dem Regenwalde bedeckt sind, beträgt die jährliche Regenmenge etwa 2 m, an vielen Orten steigt sie bis über 3 m, öfter sogar 14 m, in

---

[38] Vgl. Meteorolog. Zeitschr. 1894. S. 411 usw.

[39] Clarke, C. B., in Journ. Linn. Soc. XV (1816).

[40] Haberlandt, Botanische Tropenreise 1893.

Buitenzorg[41] fallen gegen 5 m Regen. Die Regenmengen sind aber nicht gleichmäßig über das Jahr verteilt, sondern im Sommer regnet es reichlicher als im Winter; in dieser Jahreszeit kommen hier und da wirkliche Trockenperioden zur Ausbildung. Wo die Regenhöhe im allgemeinen sinkt (unter 2 m), werden die Wälder zunächst weniger hoch. Trocken ist das Klima einiger Sunda-Inseln (Timor usw.), auch Ost-Java hat trockene Teile, dort sinkt nach Schimper der Wald zur Dornbuschformation herab, hier und da sind auch Grasflurformationen (Savannen usw.) verbreitet. Auf den höheren Gebirgen ist öfter eine Flora von alpiner oder subalpiner Tracht mit Typen der nördlichen (z. B. *Taxus*) und auch der südlich-gemäßigten Zone entwickelt. Das höchste derselben, der Himalaya, läßt schon deutlich Sommer und Winter erkennen, und in höheren Lagen nimmt die Vegetation immer mehr Gebirgscharakter an bis zu den höchsten Stellen an der Schneegrenze, also alle Übergänge von tropischen bis zu Hochgebirgsformen.

Fig. 79. Lianengeflecht, Südseeinseln. (Nach Schnee.)

Der wichtigste Pflanzenverein ist in diesem Gebiete der Regenwald, er ist in den verschiedenen Höhenlagen aus Arten verschiedener Gattungen und Familien zusammengesetzt, zeigt aber in der Tracht große Übereinstimmung. In der unteren Region, die je nach der Lage bis 500 oder bis 700 m aufsteigt, spielen z. B. die großen Feigen-Arten (*Ficus religiosa* usw., vgl. Taf. 11) mit ihren zahlreichen

[41] Kooper, W. J. C., Sociological and ecological studies on the tropical weed-vegetation of Pasuruan (the island of Java). Proefschrift Amsterdam 1927.

Luftwurzeln eine besondere Rolle, Palmen (Taf. 15) finden sich hier in großer Zahl und Mannigfaltigkeit (die Sunda-Inseln beherbergen allein einige hundert Arten). Die darüberliegende Zone bildet dann einen sehr artenreichen Wald vorzugsweise aus mehr oder weniger rein tropischen Familien zusammengesetzt, hier sind die holzigen Schlinggewächse zahlreich vorhanden. Diese Zone reicht bis weit über 1000 m hinauf, ihr folgt dann der Bergwald, in dem z. B. Eichen- und Lorbeergewächse Bestände bilden. Hier erreicht in den Nebeln der Berge (bis über 2000 m) die Flora des Waldbodens und der Stämme (Epiphyten) eine üppige Entwicklung, neben Baumfarnen bedecken kleinere Farne mit Moosen usw. den Boden und die Bäume. Ihnen gesellen sich Orchideen und viele andere.

Unter den Palmen ist die sich meist an der Küste hinziehende Kokospalme *(Cocos nucifera,* Taf. 15), das Hauptnahrungsmittel mancher Inseln, besonders erwähnenswert, weil sie die aus der Kokosnuß gewonnene Kopra, ein wichtiges Ausfuhrprodukt, liefert, weiter *Areca catechu,* deren Frucht die Betel-Nuß ist, die Sago-Palmen *(Metroxylon* usw.), die in trockneren Teilen wachsende Palmyra-Palme *(Borassus flabelliformis),* die Talipot- oder Gebang-Palme *(Corypha umbraculifera).* Allgemein sind bekannt die besonders auf den Südseeinseln vertretenen Cycadaceen und Pandanaceen (Schraubenbäume, Taf. 24). Hier heimisch sind auch mehrere Bananen (so die bekanntesten *Musa sapientium* und *M. paradisiaca),* sowie die die wichtige Gespinstfaser liefernde Jute *(Corchorus capsularis),* und die Baumwolle, dann die holzliefernden Teakholzbäume *(Tectona grandis),* von denen das beliebteste Schiffbauholz stammt, Sandelholz *(Santalum),* weiter der Salbaum *(Shorea)* und der Borneo-Kampherbaum *(Dryobalanops),* der Riesenbaum Rasamala *(Altingia excelsa)* usw.

Die meisten Teile des besonders von Warburg[42] studierten Gebietes sind außerordentlich artenreich, besonders in den Wald- und Bergregionen; auf kaum einer deutschen Quadratmeile wurden z. B. in den Chasia-Bergen Hinterindiens etwa 2000 Arten gesammelt, eine Zahl, die also die Arten der gesamten Provinz Brandenburg um über die Hälfte übertrifft.

In den trockneren Gebietsteilen spielen neben einer Reihe von Bäumen (so die genannte laubwechselnde *Tectona,* wie oben bemerkt) auch echte steppenartige Formationen eine Rolle, meist aber wohl nur

---

[42] Warburg, O., Monsunia vgl. aber auch Beccari, Unters. üb. die Art d. Samenverbr. im Gebiete. Malesia III. (1878). — Koorders u. Valeton, Bijdr. tot kennis boomsorten Java mit Blütentabellen usw. 1894 ff. — Über ein Waldmoor vgl. Koorders in Naturw. Wochenschr. XLII (1907).

als Folge der Waldrodung resp. der sich wiederholenden Brände. Weite Grasflächen besiedeln hier das Land, sonst bildet sich fast überall auch in den trocknen Teilen eine Waldformation aus, eine Grenze zwischen den natürlichen und den durch den Menschen beeinflußten Formationen ist nach Schimper schwer zu ziehen.

Die Kulturpflanzen sind, wie oben schon bemerkt wurde, sehr zahlreich, von alters her ist das Gebiet als Gewürzproduzent bekannt, genannt sei der Zimmet *(Cinnamomum Ceylanicum)*, der Pfeffer *(Piper nigrum)*, jetzt überall in feuchten Tropengegenden gebaut, der Ingwer *(Zingiber officinale)*, die Cardamomen *(Amomum)*, die Muskatnuß *(Myristica fragrans*[43]*)* usw. und das Nelkengewürz, die Blütenknospen von *Caryophyllus aromaticus*, beide letzteren auf den Molukken.

Die Zahl der Nahrungsmittel liefernden Pflanzen ist besonders groß, es seien deshalb nur die wichtigsten und bekanntesten genannt: neben einer Reihe von Getreidearten, unter denen besonders der Reis *(Oryza sativa)* wichtig ist (daneben in den kühlen Gebieten Weizen und Gerste, in der heißen Durra *(Sorghum)*, Hirse *(Panicum)*, *Eleusine coracan* usw.), die Brotfruchtbäume *(Artocarpus*-Arten s. S. 62), die Eierfrucht *(Solanum melongena*, jetzt sehr verbreitet), einige Bohnen *(Dolichos*, *Vigna* usw.), Gurken, Melonen, Kürbisse (nicht hier heimisch), die Yamswurzel *(Dioscorea sativa)*, die Tarropflanze *(Colocasia antiquorum)*, die *Tacca pinnatifida*, beide besonders auf den Südseeinseln (eßbare Knollen). Von andern Nutzpflanzen seien erwähnt die Luffa-Gurke, deren harte Teile im Innern der Frucht zu Hüten, Frottierschwämmen usw. gebraucht werden, der Indigo *(Indigofera tinctoria)*, der den bekannten Farbstoff liefert, der Manila-Hanf *(Musa textilis)*, Gummigutt *(Garcinia)*, *Curcuma longa*, Henna *(Lawsonia*, Farbstoff zum Färben der Fingernägel), der Papiermaulbeerbaum *(Broussonetia)*. Eingeführt sind der Kaffeebaum *(Coffea Arabica)*, die Fieberrinde *(Cinchona)*. Obstgehölze sind ziemlich zahlreich, so die Mango *(Mangifera Indica)*, die Mangostane *(Garcinia)*, Litschi-Pflaume *(Nephelium litschi*, jetzt bis nach Europa eingeführt), der übelriechende aber wohlschmeckende Durian *(Durio zibethinus*; Sunda-Inseln); die Evi *(Spondias dulcis*; Südseeinseln).

Bei der großen Zerrissenheit des aus zahlosen Inseln zusammengesetzten Gebietes kann es nicht wundernehmen, wenn man floristisch eine Reihe von Provinzen hier unterscheiden kann. O. Warburg (s. S. 171) zerlegt es in einige große Teile, die wieder in Untergruppen zerlegt werden können. Viele von ihnen sind recht eigen-

[43] Vgl. Warburg, Die Muskatnuß, Leipzig 1897; eine sehr umfassende Monographie.

artig sowohl in der Physiognomie als in der floristischen Zusammensetzung, so Teile von Neukaledonien[44], Neuseeland und das östliche Australien usw. In den Randgebieten finden sich naturgemäß mancherlei Übergänge, so leitet das Ostchinesische und Südjapanische über zu dem der Flora des gemäßigten Ostasiens, das Gebiet der Sandwich-Inseln zu denen der Neuen Welt.

Zentral- und südamerikanisches Florenreich

Mittelamerika (mexikanisches Gebiet)

Nach Süden an das Seite 148 besprochene amerikanische Übergangsgebiet schließt sich das Florengebiet Mittelamerikas an, welches von Mexiko südlich vom Wendekreise (außer Yucatan) südlich bis zum Isthmus von Panama reicht und im wesentlichen aus Gebieten größerer Trockenheit[45] zusammengesetzt ist, aber namentlich in einigen in den Gebirgen ist auch eine feuchtigkeitsliebende Vegetation entwickelt (Colon 29 dm Regen, am wenigsten im Frühjahr; Februar), so besonders am Ostabhange der großen zentralen Hochebene bis fast 2000 m und an der Südküste des mexikanischen Golfes. In der oberen Region der Gebirge ist eine Vegetation der kühleren gemäßigten Klimate (tierra fria) entwickelt. Eichen, Kiefern, Tannen *(Abies religiosa)* finden sich hier (dazu *Galium, Pirola* usw.). Die Kiefern reichen südlich bis etwa 13° n. Br., die Eichen bis fast zum Äquator.

Fig. 80 stellt den berühmten Cortez-Baum bei Oaxaca dar, eine Wasserzypresse *(Taxodium Mexicanum = T. mucronatum)*, unter der der berühmte Eroberer Mexikos sein ganzes Heer gelagert haben soll. Auf der Hochebene finden sich steppenartige Formationen, in ihnen Kakteen in großer Zahl, *Yucca*-Arten (Taf. 16) und andere baumartige Liliaceen *(Fourcroya, Dasylirion)*, *Agave*-Arten, Crassulaceen *(Echeveria)* usw., ihnen gesellen sich dornige Mimosen, *Fuchsia*-Arten usw. Bemerkenswert sind dann Vaccinien und die auch im Mittelmeergebiete verbreitete Gattung des Erdbeerbaumes *(Arbutus)*.

Die Abdachung nach dem pazifischen Ozean, die gleichfalls überwiegend xerophytischen Charakter besitzt, ist durch die Entwicklung von Savannen, die aus zahlreichen Grasarten zusammengesetzt sind, gekennzeichnet.

---

[44] Vgl. Schlechter, Veget. Neu-Kaled. Engl. Bot. Jahrb. XXXIII. Beibl. (1904).

[45] Coville u. Mac Dougal, Desert Bot. Lab. Carneg. Inst. Wash. 1903. — Karsten u. Stahl, Mex. Cact.-Ag.-Brom.Veg. — Karsten u. Schenck, Veget.-Bild. I, 8 (1903).

Die erwähnte feuchte untere Zone besitzt bereits eine z. T. fast tropische Vegetation, Baumfarne, Palmfarn (Cycadaceen: *Dioon, Ceratozamia*), Bromeliaceen, Gesneraceen, Musaceen und andere wachsen dort, ebenso epiphytische Orchideen. Auch die Zahl der Palmen ist

Fig. 80. Wasserzypresse (*Taxodium Mexicanum = mucronatum*) bei Oaxaca (Mexiko). Der „größte Baum der Welt" mit 33 m Umfang. (Nach F. Kanngießer.)

sehr groß, bemerkenswert sind die z. T. als vortreffliche Zimmerpalmen bekannten *Chamaedorea*-Arten.

Delpino[46] hat auf die große Zahl leuchtend rotblühender z. T. bei uns kultivierter Pflanzen hingewiesen, deren Blüten wagerecht abstehen und dünnflüssigen Honig enthalten *(Salvia, Lobelia, Gesnera* usw.) und von Kolibris besucht und bestäubt werden.

[46] Bollet. Soc. geogr. Ital. Fasc. III, 16 (1869).

Nutzpflanzen werden in dem alten Kulturlande Mexiko zahlreich angebaut. Neben einigen eingeführten europäischen Formen wie Wein, Öl- und Maulbeerbaum, beginnt hier schon der Anbau der durch den größten Teil des tropischen Amerikas verbreiteten Kulturpflanzen. Von Obst liefernden Pflanzen seien erwähnt die Ananas *(Ananas sativus)*, die Avocato-Birne *(Persea gratissima)*, Custard-apple *(Anona)*, Kaschu oder Elephantenlaus *(Anacardium occidentale)*, Granadilla *(Passiflora)* und der Melonenbaum *(Carica papaya)*, dessen Milchsaft pepsinähnlich wirkt und Fleisch erweichen läßt. Allgemein bekannte Nutzpflanzen sind dann noch der Kakao *(Theobroma cacao)*, Arrow-root *(Maranta arundinacea)*, Maniok *(Manihot utilissima)*, Nelkenpfeffer *(Pimenta)*, Orlean *(Bixa)*, Indigo, die schon Seite 164 erwähnte Erdnuß, Bohnen *(Phaseolus*, vgl. L. Wittmack), die Tomate *(Solanum lycopersicum)*, der spanische Pfeffer (Paprika, *Capsicum annuum)*, Baumwolle *(Gossypium* S. 150). Mexiko eigentümlich sind nach Ascherson z. B. die Sarsaparille *(Smilax officinalis)*, die *Agave Americana* (vgl. S. 154), die Teosinthe *(Euchlaena luxurians*, Fig. 64), von der der Mais *(Zea mays)* wohl nur eine uralte Kulturform darstellt (S. 64), die Vanille *(Vanilla planifolia)* u. a.

Tropisches Südamerika

Westindien, welches in neuerer Zeit floristisch namentlich durch Urban[47] eingehend studiert wurde, umfaßt die großen und kleinen Antillen, denen sich die Bahama- und Bermuda-Inseln und auch Süd-Florida in vielen Zügen anschließen. Die großen Antillen sind namentlich an der dem Nordostpassate zugewandten Seite sehr regenreich (NO-Jamaica ca. 28 dm Regen) und auch zeitweise durch die tropischen Gewitterregen bewässert, die dem Winde abgekehrte Seite ist verhältnismäßig dürr. Von den Karaiben haben die westlichen gebirgigen eine lange Regenzeit, wie auch der vulkanische Teil von Gouadeloupe nur eine kurze Regenzeit. Auf den Bahama-Inseln ist ein deutlicher Unterschied zwischen Sommer und Winter bereits bemerkbar, der kälteste Monat steht dem wärmsten um über 8° nach. Auf den kleinen Antillen wechselt die Regenmenge von unter 150 (Dornwald) bis ca. 200 cm, die trockensten Monate sind meist Februar und Mai.

Die klimatischen Unterschiede bedingen natürlich auch einen wesent-

---

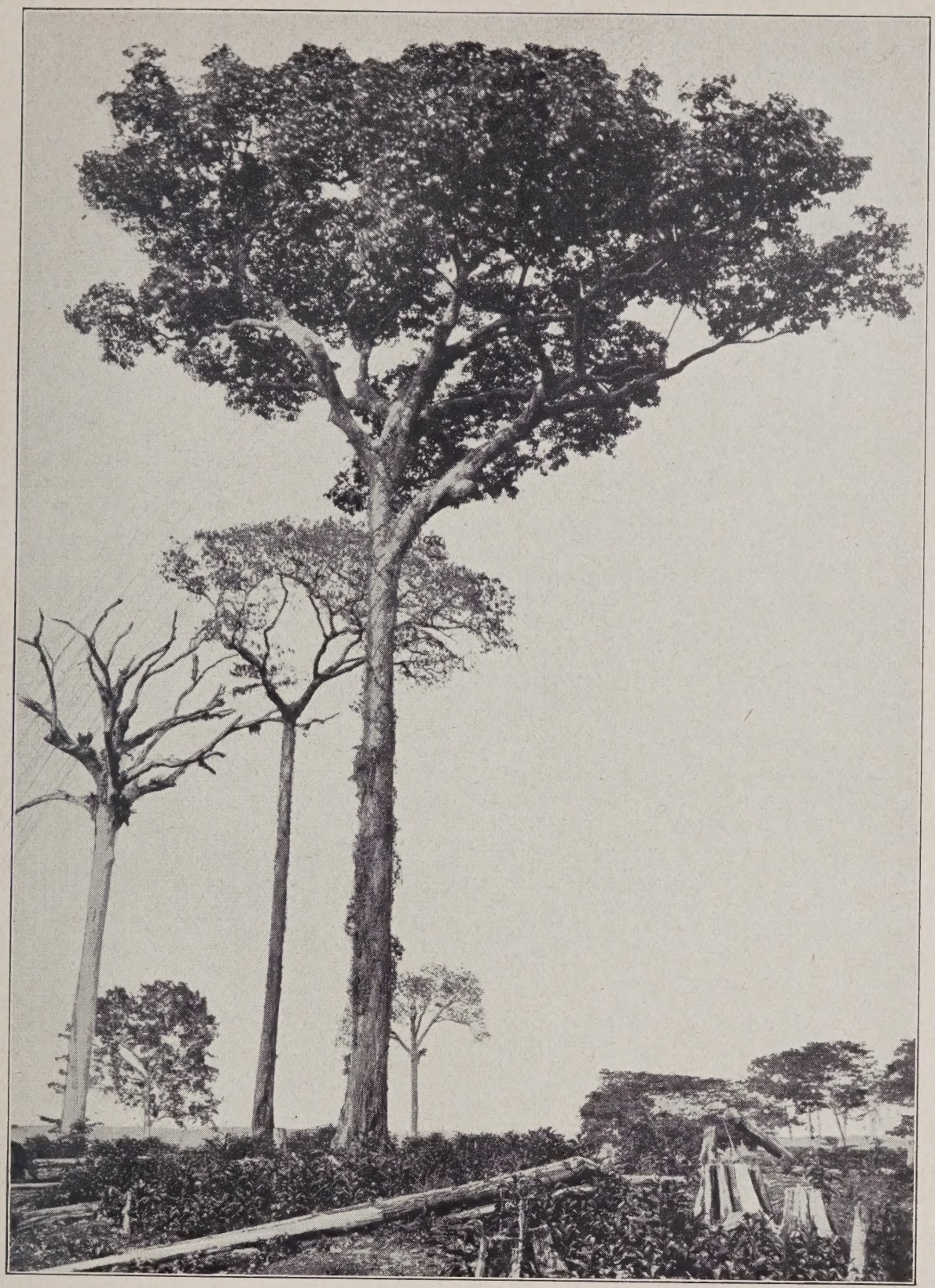
[47] Urban, J., Symbolae Antillanae. Berlin 1898—1927 (wird fortgesetzt), dort auch alle Literatur.

lichen Wechsel in der Vegetation. Grisebach unterscheidet darnach 4 Unterabteilungen, Engler 6 Unterprovinzen.

Im größten Teile ist tropischer Regenwald der ursprüngliche Bestand, der auch auf den Kulturländereien in diesem fruchtbaren Gebiete sich immer wieder zu ergänzen bestrebt ist. Der wiedererstandene Wald ist wesentlich von dem ursprünglichen Urwalde verschieden. Der wiedererwachsene Wald ist meist durch *Cecropia*-Arten ausgezeichnet. Durch die lange Kultur sind gerade in diesem Gebiete große Teile ihrer ursprünglichen Pflanzendecke beraubt und verändert worden. Unter den Palmen verdient die riesige Königspalme *(Oreodoxa regia*, angepflanzt auch im Mittelmeergebiete, und Verwandte), die bis fast 40 m hoch werden, Erwähnung. Auf einigen Inseln findet sich zahlreich *Juniperus Virginiana* und der verwandte *J. Barbadensis*, die früher fast ausschließlich das Holz für die Zigarrenkisten und Bleistifte lieferten. Ungefähr die Hälfte der einheimischen Arten sind Holzgewächse, dazu kommen zahlreiche Farne usw. Für die Hochgebirge sind strauchige Ericaceen usw. charakteristisch.

Unter den Nutzpflanzen sind besonders das wertvolle Guajakholz *(Guajacum officinale)*, der weiße Zimmet *(Winterana [Canella] alba)*, der Spitzenbaum (Lace tree, *Lagetta lintearia*), *Bursera gemmifera* (liefert Cavannaharz); ein Ebenholz liefert *Brya ebenus*. — Sehr vielfach sind hier europäische Unkräuter eingeschleppt und haben sich eingebürgert (vgl. Urban a. a. O.).

Das **cisäquatoriale Südamerika** (subäquatoriale andine Provinz und cisäquatoriale Savannenprovinz) ist z. T. ein regenreiches, z. T. ein trockenes Gebiet, es umfaßt den nördlichen Teil des Festlandes. Die feuchtesten Gebiete befinden sich an der pazifischen Küste, die trockensten in den Savannen (Llanos) von Venezuela zwischen dem unteren Orinoko und der Küstenkette, die den Regen abfängt. Die Kämme der Außenkette und der Berge von Guyana sind baumlos, obwohl sie nicht zu den Höhen aufsteigen, in denen in Mexiko usw. noch Wälder (Eichen und Kiefern) sich finden. In den Gebieten hohen Regenfalles dauern die Regen auch das ganze Jahr, es sind dort die Regenwälder des oberen Orinoko zur Ausbildung gelangt, die sich der Hylaea anschließen; das Klima der Llanos dagegen ist gehölzfeindlich (Schimper), zur Zeit unseres Winters und Vorfrühlings herrscht dort eine etwa fünfmonatliche fast völlig regenlose Trockenheit, die Regenzeit beginnt gewöhnlich Ende April. Da nun während des größten Teils der Dauer der Trockenheit ohne Taubildung auch der trockene Ostpassat (relative Feuchtigkeit von unter 20 bis etwa 30) bei großer Hitze (im Mittel über 30°) bläst,



Castanheiro do Parsa (Bertholletia excelsa) in der Hylaea; Stammpflanze der Para-Nüsse (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Cereus candelaris, Chile: Prov. Tarapaca, in 2500 m Höhe
(Phot. Werdermann)

so wird dadurch der Gehölzwuchs sehr gehindert, und der Wald ist eigentlich nur als Galeriewald an den Flußläufen ausgebildet. Die anhaltenden Niederschläge zur Regenszeit begünstigen die Grasflurbildung. In Guyana finden wir Savanne und Urwald nebeneinander. Die Küstenkette Venezuelas erinnert in ihren unteren feuchten Teilen (bis über 2000 m) an die entsprechenden Teile des atlantischen Mexiko (s. oben).

Die erwähnte Galeriewaldflora ist ausgezeichnet durch Cecropien und Araceen. Die verbreitetste Palme des östlichen Teiles ist *Mauritia flexuosa*, im Orinoko- und Amazonasdelta wächst die Hutpalme *(Manicaria)*, deren Blattscheiden als Hüte benutzt werden. Einige, aber nur wenige der brasilianischen Urwaldtypen überschreiten die trockene Zone nach Norden. Auf den baumlosen Gebirgskämmen (z. T. bis in die Anden) sind strauchige Ericaceen verbreitet, so auf der Küstenkette *Gaultheria odorata* (Pejoales genannte Gebüsche) und *Gaylussacia buxifolia* (unseren Heidelbeeren ähnlich).

Von einheimischen Nutzpflanzen seien erwähnt: *Carludovica*-Arten, aus deren jungen Blättern die wertvollen Panama-Hüte gefertigt werden, die Steinnuß-Palme *(Phytelephas macrocarpa)*, deren steinharte Samen jetzt zur Knopffabrikation viel verwandt werden, der Mahagonibaum *(Swietenia mahagoni)*, einige Kautschukpflanzen (z. B. *Castilloa elastica*), schließlich der Kuhbaum *(Galactodendron)* mit genießbarem Milchsaft.

Die **Hylaea**[48], das Gebiet des Amazonenstromes schließt sich unmittelbar hier an, es ist das ausgeprägteste Gebiet feuchter Tropenvegetation, wie es auf der Erde nicht wieder vorkommt, regelmäßig fallen bis zu 3 m Regen im Jahre; westlich reicht es bis dahin, wo der Oberlauf des Amozonenstromes rechtwinklig umbiegt und die ostwestliche Richtung einschlägt. Im innern Teile des Gebietes sind weite Strecken vorhanden, in denen die Regenfälle das ganze Jahr über dauern, in der Nähe der Küste wieder durch einen herrschenden Ostwind trockenere Perioden markiert. Ein hoher Grundwasserstand bringt stellenweise gleiche Erscheinungen wie die Regenhöhe zustande. Die sehr artenreichen Gebiete der tropischen Urwälder enthalten eine Menge interessanter und auch nutzbarer Gewächse, von denen einige auch bei uns allgemein bekannt geworden sind, außer einer Anzahl von Kautschukpflanzen (von denen z. B. *Hevea Brasiliensis* jetzt vielfach anderwärts angepflanzt wird), stammen von

[48] Vgl. Ule, E. in Karsten u. Schenck Veget.-Bild. II, 1, III, 1, IV, 1, VI, 3, (1904 bis 1908); Verbr. Torfmoose u. Moore Brasil. in Engl. Bot. Jahrb. XXVII (1900).

hier die Para-Nüsse (englisch Brasil nuts, *Bertholletia excelsa*, Taf. 17), die in kanonenkugelähnlichen Früchten stecken. Beide wachsen in dem artenreichen Walde (Ete) außerhalb des Überschwemmungsgebietes des Amazonas mit zahlreichen schönblühenden Epiphyten, Lianen usw. Der Wald im Überschwemmungsgebiete selbst (Igapo) ist durch die hier mächtig entwickelten Palmen ausgezeichnet; die ca. 2000 Arten der Laubbäume überwiegen. Das Holz der Bäume ist hier meist weich.

Außer den genannten nutzbaren Pflanzen wird vielfach gebaut der Kakao, Vanille, eine Sarsaparille *(Smilax Spruceana)*, die Sapindacee *Paullinia sorbilis* mit koffeïnhaltigen Samen usw.

Die **südbrasilianische Provinz**[49] umfaßt sowohl die Gebiete des Regenwaldes als trockene Teile, der größte Teil Brasiliens gehört hierher, wie auch die angrenzenden Teile der übrigen südamerikanischen Staaten (Paraguay und z. T. Peru und Bolivia). — Südlich der Mündung des San-Francisko begleitet die Küste die Gebirgskette Serra do Mar, die einen großen Teil der Niederschläge (Süd-Ost-Passat) abfängt, daher den üppigsten Urwald trägt (ca. 25 dm Regen und mehr), das bergige höher gelegene Innere des Landes ist trockner mit Savannen (Campos[50]) und laubwechselnden Wäldern (Catingas); wie im nördlichen Südamerika zieht sich der immergrüne Tropenwald als Galeriewald an die Flußufer zurück. In dem Savannengebiete, welches besonders in südlichen Gebieten ausgeprägt ist, sinkt die Regenhöhe bis auf 1 m herab, meist schwankt sie um 130 bis 150 cm, die Winter sind trocken und verhältnismäßig kalt, daher die Beförderung der Grasflur. Im mittleren Teile herrschen Dornwald und Dorngebüsch, xerophiler Wald, vor, in diesem Gebiete ist es das ganze Jahr durch heiß, die Vegetationszeit ist oft von Trockenperioden unterbrochen, aber die trocknen Wintermonate fehlen[51] (Taf. 18, 19).

Von den zahlreichen und biologisch-interessanten Arten der Nutzpflanzen seien erwähnt einige Kautschukpflanzen (z. B. *Manihot Glaziovii*) und die Mate-Teepflanzen *(Ilex Paraguariensis* und Verwandte).[52] Außer ihnen werden vermerkt die Brechwurzel *(Cephaëlis ipecacuanha)*, eine Anzahl wertvolles Holz liefernde Arten, so Palisanderholz *(Dalbergia nigra, Machaerium)*, das rotfärbende Brasilienholz *(Caesalpinia echinata)*, von dem das Land den Namen erhielt;

---

[49] Warming, Eug., Lagoa Santa. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skr. VI. 3 (1892).

[50] Vgl. auch Lindman, Veget. Rio Grande do Sul. Stockh. 1900. — Pilger, R., Beitr. Fl. Mattogr. Engl. Bot. Jahrb. XXX (1902.

[51] Vgl. Meteorolog. Zeitschr. 1886, 1887 (Joyner u. Draenert).

[52] Vgl. Loesener, Th., Monographia Aquifoliacearum u. a.

der Calabassen- *(Crescentia cujete)* und Topfbaum *(Lecythis)*, deren Früchte zu Gefäßen verarbeitet werden.

Biologisches Interesse bieten neben der riesigen Seerose *Victoria regia*, die von Guyana bis Mattogrosso verbreitet ist, die besonders im nördlichen Flachlande verbreiteten Kakteen (bes. *Cereus*-Arten). Riesigen Dolden gleichen die aufstrebenden Äste der lichten Wälder der *Araucaria Brasiliana*. In den Wasseransammlungen in den Blattrosetten der epiphytischen Bromeliaceen finden sich eigentümliche Wasserschlauch- *(Utricularia-)* Arten. Die Zahl der in eigentümlichster Weise an das Steppenklima der Campos usw. angepaßten Arten aus den verschiedensten Familien ist ungeheuer groß (vgl. z. B. die Abbildungen in Karsten und Schenck, Vegetationsbilder). Brasilien ist auch das Land der Ameisengärten (Ule[53]), der Pilzblumen (Moeller[54]) usw.

Fig. 81. *Merope*, eine hochandine Composite, der täuschend *Aretiastrum* und andere Pflanzen anderer Familien gleichen. (Nach Weddell.)

Andines Gebiet

Das Gebiet der riesigen sich durch den ganzen Kontinent hinziehenden Andenkette bietet in Südamerika ganz besonderes pflanzengeographisches Interesse. In nördlichen Teilen herrscht in niederen Lagen natürlich eine absolut tropische Vegetation, die sich auch aus den Familien der umgebenden Länder zusammensetzt. Sehr vielfach sind die Gebiete sehr trocken, und neben den Kakteen, die hier das Hauptzentrum ihrer Entwicklung erreichen, sind harte Gräser, stachlige Bromeliaceen, dickfilzige Pflanzen (bes. Compositen) usw., hier die Charakterpflanzen, die die größte Anpassung an Trockenheit zeigen. Längs der Westseite der Anden zieht sich der trockenste, oft wüstenartige Strich. In den höheren Lagen finden sich nun zahlreiche Typen, Gattungen und Familien, die der nördlich gemäßigten Zone eigen sind, namentlich solche des pazifischen Nordamerikas (s. S. 146). Einige dieser Gattungen und Familien erreichen hier wieder ein neues Entwicklungszentrum, so die Berberitzen *(Berberis)*

[53] Ule, E., Blumengärten u. Ameisen in Engl. Jahrbuch 1906; Ameisenpflanzen in Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder IV.

[54] Moeller, A., Brasilianische Pilzblumen. Jena 1895.

und namentlich die Baldriangewächse. Es dürfte, wie schon Seite 119 hervorgehoben wurde, kaum je auf der Erde eine Familie eine solche Formenmannigfaltigkeit in einem Gebiete erzeugt haben wie diese hier. Von den hohen Sträuchern und riesigen Kräutern der tropischen *Valeriana*-Arten bis zu den festen Polstern des *Aretiastrum* und den Zwergkräutern der *Stangea*-Arten (Fig. 65) finden wir alle erdenklichen Formen. Neben den auch bei uns heimischen Gattungen (dazu noch Steinbrech *[Saxifraga]*, Frauenmantel *[Alchimilla]*, Enzian [*Gentiana* in großer Mannigfaltigkeit], Tragant *[Astragalus]* usw.) begleiten auch amerikanische Gattungen die ganze Kette, so die Nachtkerzen *(Oenothera* Fig. 59 ff.), die Fuchsien usw.

Die **tropischen Anden**[55] von Südamerika (nördliche und mittlere hochandine Provinz)[56] umfassen den Teil vom Wendekreise bis zu ihrer Unterbrechung in der Nähe des Isthmus und bis zur Sierra Nevada de Merida, sowie die pazifische Küste zwischen 4° und 23° s. Br. Die westliche Küste ist fast regenlos und wird daher mit Ausnahme der Stellen, wo einige vom Gebirge kommende Bäche eine Kultur möglich machen, von Wüste eingenommen, die nur zur Zeit der Winternebel etwas Vegetation aufweist. In der Nähe des Wendekreises ist auch die Hochfläche der Anden von der durch Philippi[57] bekannt gewordenen Wüste Atakama bedeckt; von dort aus teilt sich das Gebirge in mehrere (2 und 3) durch Querriegel verbundene Züge (Cordilleren), die zwischen sich große Täler einschließen. Die westliche Cordillere, der Westabhang der östlichen und die von beiden umschlossene Hochebene (Puna) zeigen sehr trockenheitliebende Vegetation, infolge der spärlichen Sommerregen. Der Ostabhang dagegen und die dort gelegenen Täler erhalten durch den Passatwind reichliche Feuchtigkeit. In der untern Region werden Bananen und Zuckerrohr gebaut, in den oberen nebelreichen (ca. 1500 bis über 3000 m) wächst Gebirgswald. Hier wachsen namentlich die Fieberrindenbäume (Cinchona) und die gleich wichtige Coca *(Erythroxylon)*, dazu eine imposante Palme *Oreodoxa* (s. oben S. 176).

In den Trockengebieten spielen Gräser eine große Rolle (*Stupa* usw.), in den höheren Lagen dann auch andere Familien, so besonders holzige Kompositen, die z. T. in den erwähnten dicken Filz eingehüllt

---

[55] Vgl. besonders Weberbauer, Aug., Anat. biol. Stud. Veget. Hochand. Peru. Engl. Bot. Jahrb. XXXVII (1905); Peru, in Engler-Drude, Vegetation der Erde. — Ule, E., Übergangsgeb. Hyl. And. im Engl. Jahrb. XXXVIII (1903).

[56] Weddell, Chloris And.; Additions à la flore de l'Amérique du Sud. Ann. sc. nat. 3. ser. XIII (1850).

[57] Philippi, R. A., Reise durch die Wüste Atakama, Halle 1860.

sind *(Culcitium, Espeletia)*.[58] Neben *Berberis* und *Colletia*-Arten (dornige *Rhamnacea*), die wie *Escallonia, Drymis* (immergrün) usw. südlich in tiefere Lagen gehen, haben wir hier namentlich eine Reihe von Ericaceen in schönster Entwicklung. Nördlich des Äquators wird das Klima der Hochebene feuchter, dort finden sich neben *Cinchona* Eichen, die hier ihre Südgrenze erreichen, Walnuß *(Juglans);* daneben gehen tropische Typen (Palmen, Bambuseen usw.) bis zu hohen Lagen mit einer Jahrestemperatur von 7 bis 25°.

Wichtige Kulturpflanzen, die heute allenthalben verbreitet sind, stammen von hier, so unsere Bohne *(Phaseolus vulgaris),* deren amerikanische Heimat entgegen anderen Annahmen Wittmack[59] nachwies. Die Kartoffel wächst in der kühleren Region[60] (wie in Chile); die wichtigste Nährpflanze, der Mais, dürfte, wie S. 108 bemerkt (Fig. 64), schon aus der Herrschaft des Inka-Reiches stammen, dessen Blütezeit wohl durch die großen Vorräte an diesem Getreide, die das Land von Mißernten unabhängig machten, mit bedingt wurde. Auch Quinoa (*Chenopodium quinoa,* „Reismelde") wird in Europa (Spanien usw.) gebaut, wenig der Melluco *(Ullucus tuberosus).*

Die **argentinische Provinz**[61] umfaßt das extratropische Südamerika östlich der Andenkette. Im wesentlichen wird es von einer trockenheitliebenden Steppenvegetation (Pampas)[62] bewohnt, die in einigen Teilen im Innern sogar in Salzsteppen übergeht, dann aber auch alle Entwickelungsformen bis zum üppigen subtropischen Walde durchmacht. Die Küste ist meist durch Winterregen ausgezeichnet, während das Innere Sommerregen besitzt, durch die trockenen Winter also ein Grasflurklima, welches wohl die Baumarmut des Landes trotz der oft nicht geringen Niederschläge erklärt. Im Norden reichen die tropischen Formationstypen ziemlich weit ins Land hinein. Der subtropische Wald, der hier am reichsten entwickelt ist, reicht bis ca. 27°; hier ist die Heimat des bekannten Nutzholzes Quebracho colorado (*Schinopsis*-Arten). Der östlich anschließende Teil ist ausgezeichnet durch große Bestände

---

[58] Vgl. Göbel, Pflzbiol. Schild. II (1891).

[59] Wittmack, L., Sitzber. Bot. Ver. Prov. Brandenb. XXI (1879) 176; Berichte Deutsch. Bot. Ges. VI (1888) 374.

[60] Vgl. Wittmack, L., Stud. Stammpfl. Kart. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXVII (1909).

[61] Lorentz, Vegetationsverhältnisse der Argentinischen Republik. Buenos Ayres 1876. — Philippi, Comparacion de las flores . . . Anales Univ. Santiago LXXXIV (1893). — Brackebusch, Physiographische Karte der nordw. Arg. Republ. Peterm. Mitt. 1893. — Hieronymus, Geo. Plantae diaphoricae. Arg. Buen. Air. 1882. — Fries, R. E. Kenntn. alp. Fl. s. Argent. Nov. Act. Soc. Ups. Ser. 4. I (1905).

[62] Kurtz, Fr., Dos viag. bot. Rio Salado. Bol. Ac. Cordoba 1893.

der Caranda-Palme *(Copernicia)*. Mit Südbrasilien gemeinsam ist u. a. der merkwürdige, jetzt vielfach in Südeuropa angepflanzte Krautbaum *(Phytolacca dioeca)* mit dickem sukkulenten Stamme. In den trocknen Teilen herrschen Dornsträucher und kleine Bäume, besonders Mimo-

Fig. 82. *Grisselinia scandens* klettert auf eine antarktische Buche; Süd-Chile. (Nach Neger.)

seen (Akazien), von den vielen anderen Charakterpflanzen ist der Schmetterlingsblütler *Poinciana Gilliesii* im Mittelmeergebiete als Zierpflanze eingeführt, mit insektenfressenden Blütenständen (Hieronymus). Die eigentlichen Grassteppen Pampas sind an den kultivierten Orten von zahlreichen europäischen Unkräutern bewohnt.

Patagonien (von Engler als eigene andin-patagonische Provinz abgeschieden) ist sehr baumarm. Hier ist die Südgrenze der Kakteen *(Opuntia)*.

Die **chilenische Übergangsprovinz**[62] umfaßt Chile nördlich von 34° s. Br. Während in West-Peru (s. oben) in den trockenen Gebieten Winternebel auftreten, verdichten sich diese hier besonders in südlicheren Teilen zu Winterregen, bei Santiago fällt schon etwa 1 m Regen. Hohe Bäume sind selten und spärlich, zu ihnen gehört auch der südchilenische Seifenrindenbaum *(Quillaja saponaria)*. Bemerkenswert ist auch die Juba-Palme *(Jubaea spectabilis)*, die gleichfalls im Mittelmeergebiete angepflanzt wird. Auf weite Strecken herrschen Dorngebüsche, die z. T. aus ähnlichen Arten wie in Argentinien usw. gebildet werden, auffällig sind die auch im Mittelmeergebiet kultivierten stachligen Bromeliaceensträucher *(Puya)*. Nur im Frühjahr ist auf den Flächen eine üppige Vegetation zu sehen, die zur Weide benutzt wird, in den höheren Gebirgen, wo die Schneegrenze stellenweise erst bei fast 4500 m liegt, ist dagegen die Viehzucht und Weidewirtschaft sehr ausgedehnt. — Die Flora zeigt starke Beziehungen zu Süd-Chile, dann zu Peru und wenige zu Argentinien. — Von bekannten Kulturpflanzen stammt hierher (auch aus Süd-Chile) die jetzt verbreitete Ölpflanze *Madia sativa*.

Die Galapagos-Inseln[64] die zahlreiche Beziehungen zu der Flora Zentral-Amerikas zeigen, sonst aber durch starke Endemismen (etwa die Hälfte der Flora) ausgezeichnet sind, bilden ein eigenes kleines Florengebiet. Bemerkenswert ist, daß trotz der äquatorialen Lage keine Palmen vorhanden sind. Die untere Region bis über 300 m ist sehr dürr, darüber herrscht Buschwald.

Das antarktische Florenreich

Der antarktische Teil Südamerikas schließt sich in seiner floristischen Ausbildung unmittelbar dem andinen an, zeigt aber eine ganze Reihe echt antarktischer Typen. Engler hat ihn deshalb mit dem australischen Gebiete zu einem Florenreich verbunden, aus praktischen Gründen mag hier die Antarktis von Australien getrennt bleiben.[65]

Der **südlichste Teil des südamerikanischen Kontinents** (antarktisches Waldgebiet; austral-antarktisches Gebiet) umfaßt Süd-Chile bis zur Magelhaensstraße und dem Archipel von Feuerland,[66] er ist sowohl

---

[63] Reiche, Chile in Engler-Drude, Vegetation der Erde.

[64] Andersson, Om Galapagos Oearnes vegetation. Stockh. 1854. — Wolf, Apuntes; Deutsch: Reiss in Verh. Ges. Erdk. Berlin 1879. 245.

[65] Diels, Pflanzengeographie in Natur und Geisteswelt.

[66] Schenck, Vgl. Darst. subarkt. Ins. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp. II (1905).

durch andine als durch antarktische Typen ausgezeichnet und zerfällt in eine westliche waldige und eine östliche waldlose Provinz (vgl. Patagonien). Der meist üppig bewaldete Teil steht meist völlig unter der Einwirkung des Seeklimas; große Feuchtigkeit und hohe Niederschläge bewirken eine geringe Schwankung der Temperatur ohne Extreme. Dabei sinkt die Schneegrenze plötzlich, bei 39° befindet sie sich in nur 1700 m, also nicht höher als in Norwegen. Der Wald reicht hier bis unmittelbar zur Schneegrenze, die immer mehr sinkt, so daß im südlicheren Teile, wie in Norwegen, in Grönland usw., die Gletscher bis zum

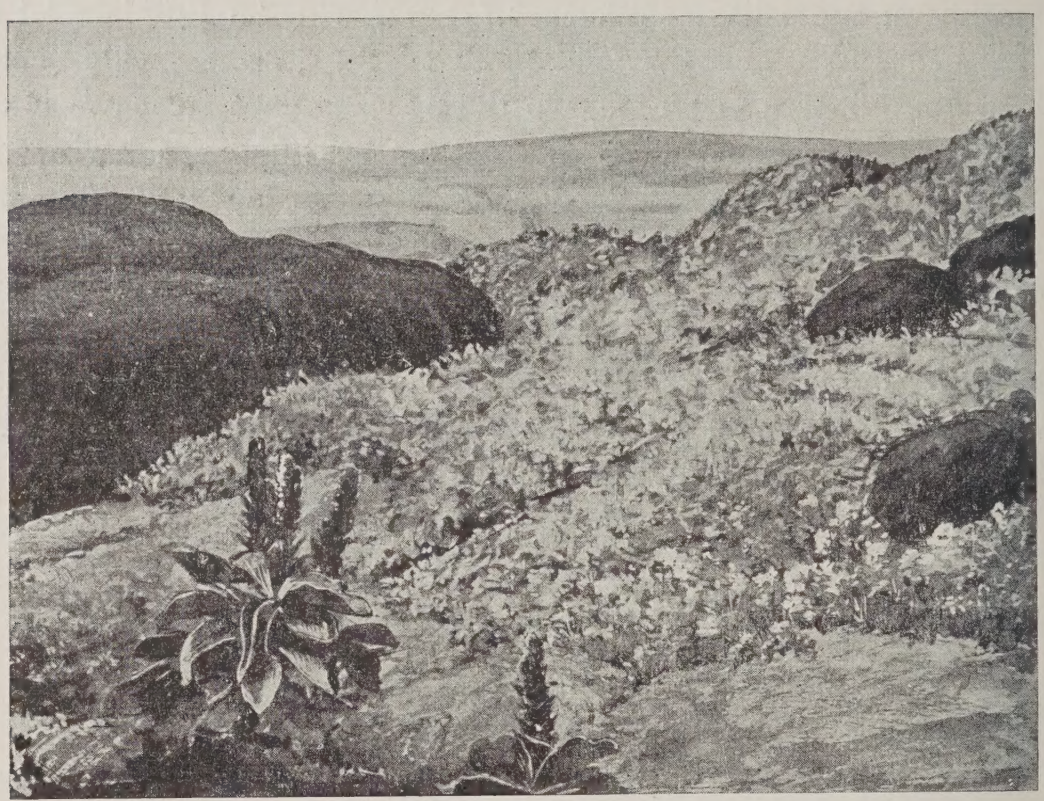


Fig. 83. Landschaft von den Kerguelen. Im Vordergrunde der Kerguelenkohl *(Pringlea)*. (Nach Chun.)

Meeresspiegel reichen. Die Bäume des Waldes sind meist kleinblättrig und von mittlerer Höhe.

Aus Süd-Chile stammt auch die riesige rhabarberähnliche Blattpflanze unserer Gärten *Gunnera scabra* und die merkwürdige, bis 30 m hohe *Araucaria imbricata,* die mit andern auffälligen Nadelhölzern Bestände (Pinares) bildet. Südchil. sind auch die zypressenähnlichen Flußzeder (*Libocedrus*-Arten auch in unseren Gärten) und *Fitzroya* und die tannenähnliche *Saxegothaea*. Bis zu der Küste von Feuerland reichen die antarktischen Buchen *(Nothofagus antarctica)* usw. — Auffällig ist hier das Überwiegen der immergrünen Gewächse. Eine große Zahl unserer heimischen Gattungen (Gräser usw.) reichen hier bis zur Süd-

spitze des Kontinents, so Fuchsschwanz *(Alopecurus), Trisetum,* Enzian *(Gentiana), Primula* usw. z. T. in Formen, die den unsrigen sehr nahe stehen. — Zahlreiche Beziehungen zeigen sich zu den tropischen Gebieten, so immergrüne Gehölze aus der Familie der Lauraceen *(Persea),* Euphorbiaceen, Myrtaceen usw., dann Bambuseen, Lianen, Epiphyten, zu Australien durch die Proteaceen, zu den Anden durch *Fuchsia, Oenothera,* zu Neuseeland durch die genannten Buchen usw.

Manche Vegetationsformen sind denen der feuchten kühleren Teile Europas sehr ähnlich, so die starke Moosbildung in den Wäldern, die

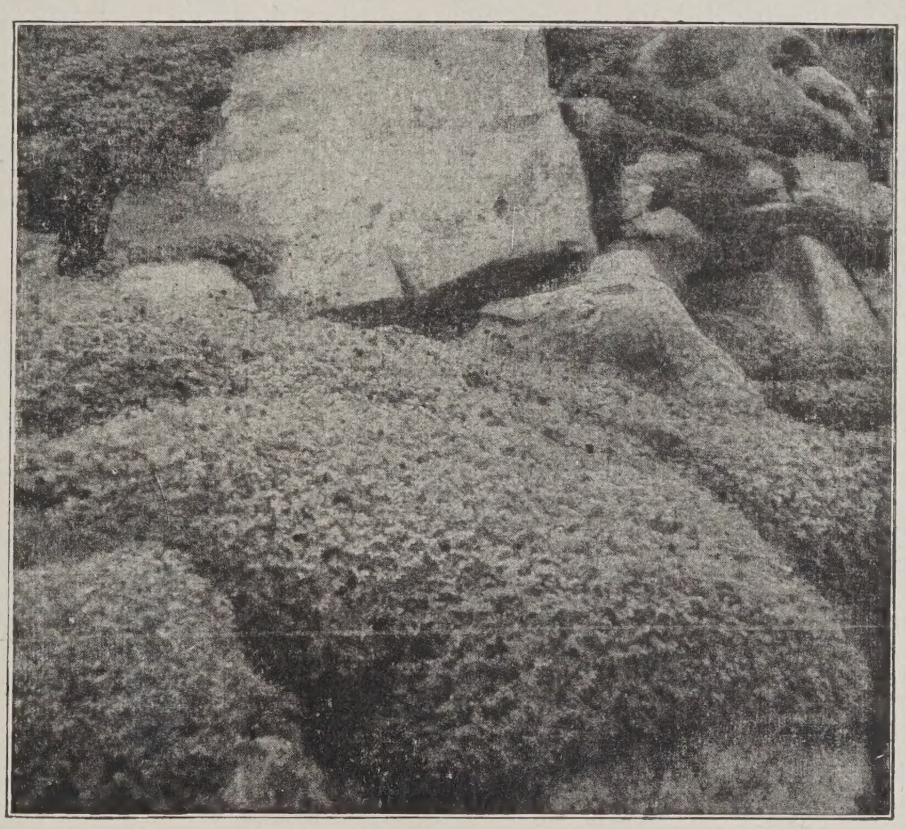


Fig. 84. Kerguelen. Blühende Polster der Rosacee *Acaena.* (Nach Luyken u. Werth.)

Hochmoore, die gleichfalls aus *Sphagnum* gebildet sind. Wie in Norwegen liegt die Baumgrenze sehr niedrig, in Valdivia bei etwa 1300 m, sie sinkt bis zur Südspitze auf etwa 400 m. Die höheren Lagen tragen eine den nordischen Fjelden ähnliche Vegetation, die Hochfläche von Feuerland hat wie die Arktis öde Tundren, auch das Vorkommen eines *Empetrum (E. rubrum)* erinnert daran.[67]

Kulturpflanzen werden fast nur in Gestalt der europäischen und zwar der mitteleuropäischen Arten gezogen, sowohl was Getreide als was Obst usw. anbelangt. Südfrüchte werden hier nicht mehr reif, trotz des sehr fruchtbaren Landes, wohl aber unsere Obstarten, Äpfel sind z. B. in Chiloë völlig verwildert.

[67] Dusén, P., Pflzver. Mag.-wäld. in Wiss. Exp. Mag. 1895—97 III (1905).

Sehr bemerkenswert sind die ganz baumlosen **Kerguelen**[68] (Fig. 83, 84), mit einem feuchten, nebeligen Klima. Am bekanntesten ist der Kerguelen-Kohl, ein Kreuzblütler *Pringlea antiscorbutica*, ohne nähere jetzt lebende Verwandte, dessen Blätter die Südpolarforscher gegen den drohenden Skorbut als frisches Gemüse genossen, wie die Nordlandfahrer das Löffelkraut *(Cochlearia)* aus derselben Pflanzenfamilie. Die übrigen (etwa 25) Arten von Blütenpflanzen sind meist identisch oder nahe verwandt mit solchen der Magelhaens-Länder oder Neuseelands und Tasmaniens; auch die endemische Gattung *Lyallia* ist verwandt mit einer andinen, die wenigen Farne außer einigen südafrikanischen auch Magelhaenstypen. — Interessant sind die von den dichten Polstern zwergiger Gewächse (Fig. 84) überzognen Felsen und moorigen Flächen, wie sie ganz ähnlich auch Patagonien und Falklands-Inseln zeigen. Die südlichsten Blütenpflanzen fand man in etwa 62° s. Br., weiter südlich herrscht Eis und Schnee, der Südpol findet sich in einem viel höheren Stadium der Vereisung als der Nordpol (eine kleine Eiszeit); es hängt dies wohl mit dem Zusammentreffen des Winters mit der Sonnenferne der Erde zusammen. Aus den in den letzten Jahren gemachten reichlichen Funden fossiler Pflanzen geht hervor, daß in früheren Erdperioden die Flora auch dort reich war (vgl. S. 84).

Auffällig ist die außerordentlich schnelle Abnahme der Artenzahl nach dem Süden; in Breiten, in denen im arktischen Gebiete noch zahlreiche Pflanzen wachsen, erscheint in der Antarktis bereits fast alles vegetabilische Leben erstorben.

Das australische Florenreich

Wie schon oben Seite 122 bemerkt wurde, zeigt die australische Flora viele Eigenheiten; sehr viele endemische z. T. sehr eigenartige Gattungen und größere Gruppen finden sich hier, sie beweisen die lange Isolierung dieses Kontinents, dessen Familien Beziehungen zu dem Südafrikas und Südamerikas zeigen. Die meiste Verwandtschaft aber besteht durch Vermittlung des Monsungebietes (s. S. 169) mit Asien. Besonders auffällig ist neben diesen Beziehungen zu den Floren entfernter Länder das Fehlen einer Anzahl sonst sowohl auf der nördlichen als auf der südlichen Halbkugel verbreiteter Formenkreise,[69] so z. B. der Schachtelhalme (Equiseten), der Bambuseen, der Myricaceen,

---

[68] Hooker, J. D. usw. Account of Bot. Coll. Venus Ex. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1878. — F. Naumann in Zeitschr. Ges. Erdk. Berlin 1876. 126.

[69] Vgl Engler, Ad., Versuch e. Entwicklungsgesch. II. 36 ff.

Resedaceen, Cistaceen, Theaceen, Buxaceen, Empetraceen, der Schiefblätter Begoniaceen, der Ericaceen, der Baldriangewächse (Valerianaceen), Pomoideen usw. Die fehlenden Gruppen sind für die Beurteilung der pflanzengeographischen Verhältnisse ebenso wichtig wie die Endemismen. — Das Gebiet, welches **Australien**[70] **und Tasmanien** umfaßt, ist größtenteils ein trocknes, auf weite Strecken sogar wüstenartiges (bes. im Innern Australiens), andere Gebiete haben eine mittlere Feuchtigkeit, die namentlich im Norden stark zunimmt (dort schattige tropische Wälder). In den Gebieten der Trockenheit ist die große Unregelmäßigkeit der Niederschläge in den verschiedenen Jahren für den Charakter der ganzen Vegetation ausschlaggebend. Mitunter folgt auf eine jahrelange Dürre eine Überschwemmung. Dem Innern werden meist durch die östlichen Gebirge die Wassermengen des Südostpassates entzogen, nur im Nordwesten ist das Klima durch den Monsun feuchter. Auch das Klima der feuchteren Küstengebiete, namentlich des Südens, wird durch die aus dem Inneren wehenden trockenen Winde sehr beeinflußt (daher das intensive Sonnenlicht an vielen Orten).

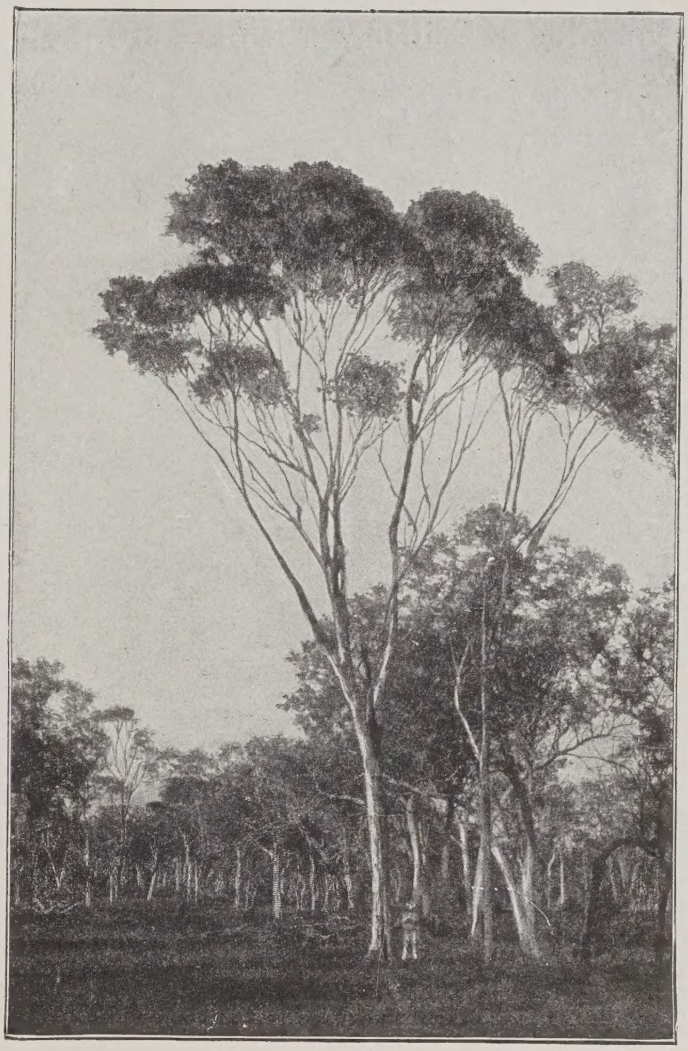


Fig. 85. *Eucalyptus*-Wald in West-Australien. (Nach Diels u. Pritzel.)

Unter den Vegetationsformen des Landes sind wohl die riesigen Eucalyptusbäume, die an Höhe (bis zu 150 m) die Mammuthbäume Kaliforniens erreichen oder übertreffen, am bekanntesten; durch die senkrecht gestellten Blätter von säbelförmiger Gestalt, die sich im wesentlichen nördlich-südlich stellen, kommen die „schattenlosen

[70] Hooker, J. D., On the flora of Australia (s. Auckland-Flora). — Müller, F. von, System. census of Australian pl. 2. Aufl. 1879.

Wälder“ zustande, ebenso die ähnlich gebauten Akazien mit den blattähnlichen Blattstielen (Phyllodien). Die Eucalypten (Fig. 85) werden z. T. vielfach in Mittelmeergebieten angepflanzt und ihre blühenden Zweige werden im Winter zu uns nach dem Norden gebracht. Eine Art, der Blaugummibaum *(Eucalyptus globulus)* spielt wegen seiner fieber- und schnupfenheilenden Kraft (Eucalyptusöl, offizinell) auch bei uns in einigen Gegenden als Zimmerpflanze eine Rolle (die sehr bitteren Blätter werden gekaut). — Sehr merkwürdig sind auch die

Fig. 86. Australische Steppe, sandige Heide (Diels) mit kleinen Grasbäumen und strauchigen Eucalypten. (Nach Diels u. Pritzel.)

„Grasbäume“, baumartige Liliengewächse mit zahllosen langen grasähnlichen Blättern *(Xanthorrhoea)*, auffällige Zwiebelgewächse, Cycadaceen, zahlreiche Gehölze mit binsenähnlichen Zweigen, außer den Casuarinen (tropisch) z. B. noch die Santalacee *Exocarpus* mit fleischigen Fruchtstielen („Kirsche, die den Stein außen trägt“).

Steppen, Wüsten, Gebüschformationen und Grasflächen, die namentlich dem Weidenbetriebe dienen, überziehen weite Strecken. Die Gebüschformation mit ihren graugrünen Sträuchern (Proteaceen usw.) ist als Scrub bekannt, in ihm finden sich auffällig wenig Dornbil-

dungen, wie sie sonst in den Steppen der übrigen Kontinente so verbreitet sind, das Spinifex-Gras *(Triodia)*, Scrubgehölze usw. besitzen stechende Blattspitzen. Salzstellen mit echten Halophyten sind wenig häufig (*Atriplex* usw.). Wo der Regen in südwestlichen Gebieten und auf Tasmania reichlicher fällt, sind dichte Wälder ausgebildet, mit ihnen die berühmten Baumfarne (besonders *Dicksonia antarctica* Tasmaniens, Fig. 87), diese wie andere tropische Vegetationsformen überschreiten hier den Wendekreis, so die Fächerpalme *Livistona australis* u. a., ein tropisches Seegras *(Halophila)* usw. — Auch Nadelhölzer fehlen nicht, solche mit zypressenartigem Laube *(Dacrydium, Frenela)* und solche mit größeren Blättern *(Araucaria, Phyllocladus)*. Je mehr dann von den feuchten Küstenteilen aus die Feuchtigkeit abnimmt, desto mehr steppenartig wird die Vegetation. Durch den trockenen Wald zur Busch- und Grassteppe finden sich alle Übergänge. Im Innern sind dann weite Strecken sehr pflanzenarm, Wüsten und einige stark salzhaltige Gelände sind ganz pflanzenlos.

Fig. 87. Baumfarn *(Alsophila australis)* auf Tasmania. (Nach Diels.)

In keinem Florenreiche erscheinen wohl die einzelnen Gebiete oder Provinzen so eigenartig ausgestaltet wie hier. Westaustralien[71]

[71] Diels, L., Pflanzenwelt West-Australiens in Engler-Drude, Vegetation der Erde VII.

hat kaum 10% der Arten mit Ostaustralien gemeinsam und auch namentlich Westaustralien gliedert sich wieder in einige Bezirke.

Außer **Neuseeland,**[72] welches eine Provinz bildet, lassen sich noch weitere durch ihre floristische Zusammensetzung verschiedene Gebietsteile unterscheiden. Diels unterscheidet deren 3: den östlichen, der neben echt ausstralischen Typen viele Formen des Monsungebietes beherbergt. Der mittlere Bezirk umfaßt die großen Trockengebiete des inneren Australien mit armer und ziemlich gleichartiger Flora. Der südwestliche Bezirk zeigt die echt australische Flora; sowohl im tropischen als auch im subtropischen Teile sind zahllose endemische Formen vorhanden (Taf. 20).

Farne sind sehr zahlreich vertreten, große entwaldete Strecken sind vom gewöhnlichen Adlerfarn bedeckt, dessen Grundachsen genossen werden. Auch in unseren Gärten, als Blattpflanzen bekannt, ist der ungeheuer zähe, eine wertvolle Faser liefernde neuseeländische Flachs *(Phormium tenax),* eine übermannshohe Liliacee. Besonders auf der Nordinsel finden sich zahlreiche immergrüne Gehölze, die z. T. zu großen Bäumen (bis ca. 50 m hoch) entwickelt sind *(Asterosperma, Knightia* usw.). Dazu gehört auch die eigenartige breitblättrige Kaurifichte *(Agathis australis),* die den Kauri-Kopal liefert. Hier finden sich auch Schraubenbäume *(Pandanaceae)* und sehr zahlreich die bei uns oft in Töpfen gehaltenen immergrünen Ehrenpreis-*(Veronica-)* Arten. In der alpinen Region bilden niedrige Sträucher (z. B. *Gaultheria*) und polster- und rasenbildende Halbsträucher und Kräuter die Vegetation.

Im Tertiär von Neuseeland findet man jetzt dort nicht mehr vorhandene Formen oder solche mit jetzt nur beschränkter Verbreitung, so *Fagus, Loranthophyllum;* die Dammara-Fichte von der Südinsel (die oben Kauri-Fichte genannte) wächst jetzt nur auf der nördlichen. — Die früheren, sowie die obenerwähnten jetzigen Beziehungen Australiens zu entfernten Kontinenten und Inseln (auch Madagaskar usw.) lassen den Schluß einer ehemaligen Landverbindung wahrscheinlich über Indien zu (vgl. S. 60).

Die Auckland-[73] und Campbell-Inseln schließen sich wie auch die Macquarie-Inseln unmittelbar an Neuseeland an, in dem auch die antarktischen Typen herrschen, aber schon eine starke Beeinflussung von Australien her bemerkbar ist. In einer geographischen Breite, die

---

[72] Diels, Vegetationsbiologie von Neuseeland. Engl. Bot. Jahrb. XXI (1797). — Tussock-Formation vgl. Cockayne, Bot. exc. midwinter. Trans. New-Zeal. Inst. XXXVI (1904).

[73] Hooker, J. D., Botany of the antarctic voyage of . . . Erebus . . I (1847). Vgl. oben S. 11.

etwa der unseres nördlichen Deutschlands entspricht, finden sich dort nur noch wenige (etwa 100 bis 200) Blütenpflanzen.

Die Kulturpflanzen Australiens entstammen in nördlichen Teilen meist den Tropen anderer Erdteile, im Süden finden sich die europäisch-asiatischen, aber infolge der erwähnten Unregelmäßigkeit der Niederschläge leidet ihre Kultur. Die Vieh- bes. Schafzucht wird den Ackerbau stets überwiegen. Einige wildwachsende Pflanzen werden von den Eingeborenen genossen, so eine knollige *Drosera*, die Sporenbehälter der *Marsilia salvatrix* usw. — Die Kornkammer für Australien ist Neuseeland; hier heimisch ist der auch in Ostasien usw. wildwachsende neuseeländische Spinat *(Tetragonia expansa)*, der auch in Europa hier und da (neuerdings häufiger) angebaut wird.

Das Gebiet der Inseln Tristan da Cunha, St. Paul und Amsterdam ist artenarm und meist von austral-antarktischen (südamerikanischen) Arten besiedelt. Das vulkanische, bis über 2500 m hohe Tristan da Cunha ist sehr feucht und kühl, wohl die Hälfte der Pflanzen sind Farne, dazu gehört *Lomaria robusta* mit niederliegendem Stamm. Dieselbe Tracht ahmen hier auch andere Pflanzen nach. Auf der Amsterdam-Insel wächst *Phylica arborea*, auf allen das rasenbildende Gras *Spartina arundinacea*.

DRITTER ABSCHNITT

Die jetzt wirkenden Faktoren und ihr Einfluß auf die Pflanzenwelt

(Ökologische[1] Pflanzengeographie)

In welcher Weise etwa die Fortbildung der veränderlichen Formenkreise noch heute vor sich geht, ist am Schlusse des Abschnittes über die Entstehung der Pflanzenwelt ausgeführt worden, es sollen jetzt die Faktoren untersucht werden, denen die Pflanzen bei der Weiterbildung sich anpassen müssen, resp. denen sie sich in früheren Zeiten anpassen mußten, um die jetzt besiedelten Standorte einnehmen zu können und unter denen sie die jetzige Gestalt und die Lebensgewohnheiten gewonnen haben. Während die Schilderung der Pflanzendecke die vorhandenen Tatsachen der jetzigen und früheren Verbreitung feststellt und aus ihr Schlüsse auf frühere Wanderungen und Wandlungen zieht (floristische Pflanzengeographie), sucht die ökologische das „Warum" zu ermitteln aus den heute herrschenden Faktoren, sucht die Beziehungen aufzuklären zwischen den Einwirkungen des Klimas, also von Licht, Wärme, Niederschlägen, Wind usw., sowie denen der mannigfachen Eigenschaften des Bodens usw. und den Eigentümlichkeiten der Pflanzendecke. Warming[2] hat in zahlreichen Arbeiten den Grund für diese Wissenschaft gelegt und sie dann tatkräftig besonders durch Formationsmonographien ausbauen helfen. 2 Jahre nach Warmings erstem Werke erschien das große Lehrbuch Schimpers,[3] welches in vortrefflicher Weise die Vegetationsverhältnisse der Tropen

[1] Von οἶκος Haus, Haushaltung und λόγος Lehre, also Lehre von der Haushaltung der Natur, Lehre von den Beziehungen der Organismen zur Außenwelt. (Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. 1866. Warming, Eug., Ökologische Pflanzengeographie und Oecology of plants Oxford 1909).

[2] Plantesamfund. Kjöbenhavn 1895. Deutsch: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896. 2. Aufl. (Graebner) 1902. 3. Aufl. (Warming u. Graebner) 1914—18. Englisch: Oecology of plants. s. oben Fußnote 1.

[3] Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898. 2. Aufl. (unverändert) 1908.

zur Darstellung bringt. — Für das Studium der Pflanzenvereine waren die exakten Vorarbeiten Aschersons (vgl. S. 8), der, wie a. a. O. erwähnt wurde, die heimischen Pflanzenvereine scharf gliederte, eine wichtige und unentbehrliche Grundlage.

Die mächtige Entwicklung der Pflanzenphysiologie ermöglichte es, die zumeist in den Laboratorien gewonnenen Daten für die Bildung der Pflanzenvereine zu benutzen. Schon durch physiologische Versuche waren die günstigen und ungünstigen Einwirkungen der einzelnen Faktoren auf den Pflanzenkörper und seine Entwicklung zum Teil festgelegt worden. Man hatte erkannt, daß jeder der lebenswichtigen Faktoren für jede Pflanze in einem Optimum vorhanden ist, d. h. daß dieses Optimum vorhanden sein muß, wenn die betreffende Pflanze ihre größtmögliche Entwicklung erreichen soll. Ist nur ein Faktor, sei es ein klimatischer oder auch etwa nur ein einzelner Nährstoff, ungünstig, so ist die optimale Entwicklung der Pflanze ausgeschlossen. Aber nicht nur ist für eine Pflanzenart etwa stets eine bestimmte Wärmemenge das Optimum, sondern für jede Lebensäußerung und jedes Lebensstadium ist eine besondere Wärme- usw. -menge die optimale. So kann z. B. dieselbe Wärmemenge, die im Sommer zur Blüte- und Fruchtzeit die beste ist, für Keimung und Austreiben derselben Pflanze viel zu hoch sein, um eine günstige Entwicklung zuzulassen. Jede Erniedrigung oder Erhöhung des betr. Faktors (unter oder über den Punkt des Optimums) bedeutet eine Schädigung der Gewächse. Die Auswahl der Pflanzen an einer bestimmten Stelle oder in einem bestimmten Gebiete hängt daher von sehr vielen Einzelheiten ab, von denen wir sicher heute nur einen Teil kennen. Nur da, wo eine Pflanze für sich in der Gesamtheit der wirkenden Faktoren günstige Verhältnisse trifft, kann sie eine Rolle spielen und eventuell herrschen, kann sie also etwa zur bestandbildenden Art (Waldbildner usw.) werden.

Die **Zusammensetzung der Luft,** über deren geringeren Kohlensäuregehalt (vgl. auch oben S. 40 über den wahrscheinlich höheren Gehalt in der Steinkohlenzeit usw.) in größeren Höhen usw. die Ansichten noch geteilt sind und über deren Wirkung wir nur in der Nähe menschlicher Wohnstätten (durch Rauch, Hüttengase), in der Nähe von Vulkanen oder Gasquellen bestimmtes wissen, können wir hier kurz hinweggehen. Ihre geographische Wirkung scheint, wenn sie überhaupt vorhanden ist, nur gering zu sein. Die jetzt vielfach empfohlene und angewandte „Düngung" der Kulturpflanzen mit Kohlensäure hat eine umfangreiche Literatur hervorgerufen (vgl. u. a. Angewandte Botanik). Über die Erkrankungen der Pflanzen in schlechter Luft (schwefelige Säure, die alle Flechten und bald Nadelhölzer

usw. absterben läßt), vgl. Sorauer (Handb. Pflzkrankh. 5. Aufl. I.). Der lockere Bau der Blätter der Alpenpflanzen[4] wird mit der Luftzusammensetzung in Verbindung gebracht. Viel wichtiger sind die Wirkungen des Lichtes, der Wärme, die als hauptsächlichste geographische Faktoren zuerst besprochen seien, dann die mehr lokal wirkenden Faktoren: Wasser, die Wirkungen der Luftbewegungen, der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens resp. des pflanzentragenden Substrates; eine Einteilung, wie sie in den wesentlichsten Zügen auch Schimper und Warming anwandten, nur, daß ersterer das Wasser an den Anfang stellt.

Wirkungen des Lichtes

Das Licht ist über die Erde ungleichmäßig verteilt; wenn auch kein Teil der Oberfläche für einen Pflanzenwuchs zu wenig Licht erhält, sind doch die Polargebiete monatelang ohne Licht. Es spielt die Lichtlosigkeit deshalb aber dort keine Rolle, weil sie naturgemäß zusammenfällt mit dem Winter, also einer absoluten Vegetationsruhe. Am Äquator ist das Licht über das ganze Jahr gleichmäßig verteilt, wechselnd Tag und Nacht, nach den Polen nimmt die Tageslänge im Sommer immer zu, bis theoretisch der Tag an den Polen selbst 6 Monate (in Wirklichkeit natürlich mehr) lang ist. Zwischen beiden verteilt sich in den temperierten Zonen bei theoretischer Berechnung (Schimper) die Tageslänge etwa folgendermaßen:

Breite:	längster Tag:	kürzester Tag:
30^0	13 Stunden 56 Min.	10 Stunden 4 Min.
40^0	14 „ 51 „	9 „ 9 „
50^0	16 „ 9 „	7 „ 51 „
60^0	18 „ 30 „	5 „ 30 „
$66^1/_2{}^0$	24 „ — „	0 „ 0 „

Diese ungleiche Tageslänge muß naturgemäß eine Rolle spielen und sie wird dort ihre Wirkung zeigen, wo sonst ähnliche Witterungsverhältnisse usw. vorhanden sind, so z. B. bei den schneebedeckten Hochgebirgen und den arktischen Zonen. In den arktischen Ländern findet während des langen Tages eine dauernde Bestrahlung statt, die, je näher das Hochgebirge dem Äquator liegt, durch desto längere Nächte

---

[4] Wagner, A., Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen . . . in Sitzber. K. K. Akad. Wien CI math.-nat. Kl. (1892). — Nansen fand dagegen in den Hochländern Grönlands (2700 m) dieselbe oder eine größere Menge Kohlensäure als in mittleren Lagen.

unterbrochen wird; dadurch werden in Gebirgen große Temperaturschwankungen hervorgerufen. Trotz der Ähnlichkeit der hochalpinen und der arktischen Floren in manchen Zügen und trotz der Gemeinsamkeit mancher Arten macht sich in der Physiognomie der den Fels und den lockeren Boden bedeckenden Flora ein recht erheblicher Unterschied bemerkbar, der sich sowohl auf die Krautflora (die im arktischen Gebiete in kurzer Zeit verhältnismäßig große kräftige

Fig. 88 a. *Mimosa pudica*, in Tagstellung (belichtet). (Nach Migula.)

Pflanzen selbst an ganz offenen Stellen [z. B. Fig. 83 S. 184] entstehen läßt, die dem Hochgebirge an den entsprechenden Stellen fehlen) als auch im Baumwuchse ausgeprägt. Die Baumgrenze nach Norden bilden zwergige Bestände sonst höher werdender Gehölze, die Grenze in Hochgebirgen vereinzelt stehende arg beschädigte Bäume (vgl. unten Wirkungen des Windes).

Die Wirkungen der Dauerbestrahlung, also der Aufhebung von Tag und Nacht, hat Bonnier[5] untersucht; er fand, daß dadurch ein viel größerer Reichtum an Chlorophyll entsteht, daß auch tiefer-

[5] Influence de la lumière électrique continuée . . . Rev. gén. bot. VII (1895).

liegende Schichten, in denen sonst kein Blattgrün vorhanden zu sein pflegt, wie z. B. Innenrinde, Markstrahlen, sogar das Mark, solches enthalten können; die Axen werden im allgemeinen kürzer, bleiben mehr gestaucht, die Blätter sind kleiner und dicker. Im anatomischen Bilde zeigt sich das Pallisadengewebe schwächer, mitunter kaum aus-

Fig. 88 b. *Mimosa pudica*, im Dunkeln in Schlafstellung. (Nach Migula.)

gebildet, die mechanischen Elemente bleiben schwächer und die Zellwände dünner.

Da das Licht für die ganze **Ernährung der Pflanzen** von der größten Wichtigkeit ist, wird seine Dauer und seine Intensität eine große Rolle spielen. Je intensiver das Licht ist, desto mehr Rohmaterial (von den Wurzeln aufgenommene Nährlösung) kann die Pflanze zu plastischem Material (organischer Substanz) verarbeiten, eine desto größere Stoffproduktion kann sie also während einer bestimmten Vegetationsperiode liefern. Aber nur bis zu einem bestimmten Grade! Die Lichtintensität

kann für jede Pflanze bis zu einem günstigen Punkte (dem Optimum) zunehmen, bei dem die Pflanze die für sie möglichen Mengen Assimilationsarbeit leisten kann; wird das Licht dann noch intensiver,[6] wirkt es wieder schädigend, die Produktion nimmt ab, — oft schon dadurch, daß zu viel des intensiven Lichtes in Wärme umgesetzt, die Pflanze zu stark erwärmt wird. Ähnlich ist es, wie wir sehen werden, mit den übrigen Faktoren, die ihren Einfluß auf das Pflanzenleben ausüben (vgl. auch Seite 207 f.). Von einem Minimum, bei dem der Einfluß be-

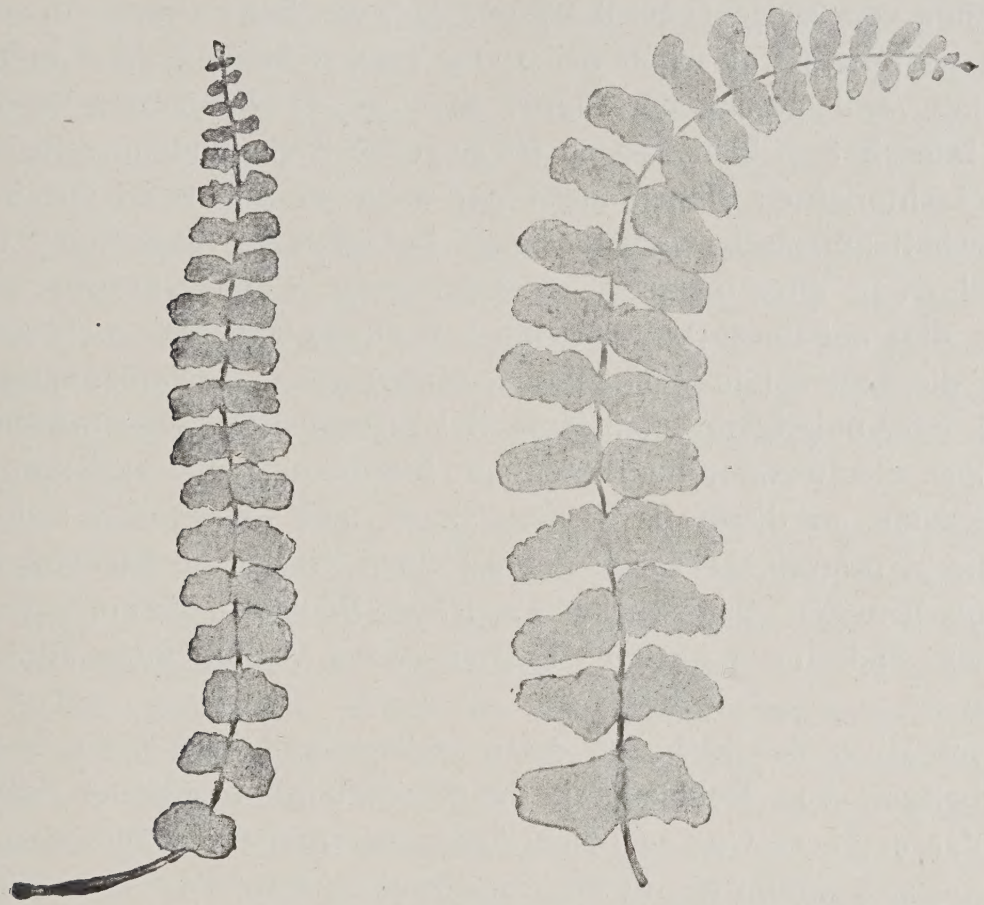


Fig. 89. *Asplenum trichomanes* im Licht und im Schatten. (Nach Lämmermayr.)

ginnt, steigt er allmählich bis zu einem Optimum, bei dem er am günstigsten wirkt; wird dieses Optimum überschritten, nimmt die Wirkung meist sehr schnell ab und meist nach nicht allzu starker Steigerung wirkt der betr. Faktor dann schädlich, oft die betr. Organe oder gar die ganze Pflanze bald vernichtend. Bei welcher Intensität das Optimum für die betr. Pflanze liegt, ist nun auch grundverschieden, es wechselt von Art zu Art, je nach der Anpassung, die die betr. Pflanze zeigt, an die klimatischen Verhältnisse ihres Wohngebietes, an die Boden- und Feuchtigkeitsverhältnisse, die der ihr zusagende Standort gerade bietet.[7]

[6] Wiesner, Unters. Einfl. Licht u. strahl. Wärme. Sitzb. Akad. Wien LXXIV (1876).
[7] Wiesner, a. a. O. — Sachs, Handb. Exper.-phys. (1865).

Im allgemeinen wirkt intensives Licht auf das Wachstum retardierend, aber auch diese Wirkungen sind je nach der Anpassng der Art sehr verschiedenartig, so kann man leicht beobachten, daß bei typischen Lichtpflanzen bis zu einer ziemlich großen Intensität des Lichtes eine Vergrößerung der Blätter erfolgt, daß erst über ein ziemlich hoch gelegenes Optimum hinaus eine Verkleinerung der Blätter eintritt. Bei Schattenpflanzen ist das anders, so fand Wiesner bei *Scolopendrium*, der Hirschzunge, bei nur 0,083 Lichtstärke eine Maximalblattlänge von 22,8 cm, bei 0,247 nur 15,2 cm. Bei im Dunkeln getriebenen Kartoffeln trat schon bei 0,0008 eine Hemmung der Langtriebe ein, eine Verkleinerung der Blätter aber erst bei intensivem Licht, bei 0,451 Intensität. — Selbstredend ist auch die Blütenbildung sehr beeinflußt, Lichtpflanzen blühen meist gar nicht an schattigen Orten, von den Schattenpflanzen werden einige bei stärkerer Belichtung unter Verkleinerung ihrer oberirdischen Organe zu erhöhter bis fast krankhafter Blütenbildung (Blütendrang Sorauer) angeregt, bei anderen bleibt die Blütenbildung mit der Ausbildung der Assimilationsorgane zurück oder unterbleibt auch ganz. Bei Lichtpflanzen kann man im allgemeinen die Zunahme der Blüten- und Blattbildung und eine schnellere Entwicklung an direkt bestrahlten Orten und sogar nicht selten an den direkt bestrahlten Teilen der einzelnen Pflanze beobachten, so an der beleuchteten Seite belaubte *Ficus*-Bäume (Warming) und an der Südseite blühende Polster von Alpen- und arktischen Pflanzen.[8]

Je intensiver das Licht ist, desto stärker kann, wie wir sahen, die Verarbeitung von Rohmaterial, die Erzeugung organischer Substanz sein, das heißt, es wird viel Nährlösung verarbeitet, es muß also auch ein großes Quantum des in der Nährlösung vorhandenen Wassers verdunstet werden, um Platz für neues zu verarbeitendes Wasser zu schaffen. Dies wird schon dadurch befördert, daß ein guter Teil des Lichtes, sobald es einen festen Körper, also die Blätter trifft, in Wärme umgesetzt wird (vgl. oben), daß eine Erwärmung der Blattmasse und damit stärkere Verdunstung erfolgt. Die Wirkung der Belichtung auf die Transpiration haben besonders Wiesner und Burgerstein[9] untersucht. Haberlandt[10] fand, daß an hellen heißen Tagen die Transpiration in Graz höher war als in den Tropen.

Für die größte Mehrzahl der Pflanzen bedeutet das unge-

---

[8] Rosenvinge, L., Kold. Veget. sydgrönl. Fjord in Geogr. Tidsskr. X (1890). — Stefansson, S., Fra Islands växtrige (1894, 1896).

[9] Burgerstein, A., Berichte Deutsch. Bot. Ges. XV (1897).

[10] Haberlandt, G., Pringsh. Jahrb. XXXI (1897).

schwächte Sonnenlicht nicht das Optimum, sondern ein mehr oder weniger gedämpftes (Wiesner). Dadurch erklärt es sich auch mit, daß viele Pflanzen in höheren Breiten, also Gebieten mit längeren Tagen trotz der schrägeren Stellung der Sonne, also trotz des matteren Lichtes viel schneller zur Entwicklung kommen, als solche in niederen Breiten. Bekannt ist, daß z. B. Gerste, vom Tage der Aussaat ab gerechnet, etwa 11 bis 12 Tage im nördlicheren Norwegen weniger bis zur Reife gebraucht als in Norddeutschland. Ebenso zeigt es sich, daß andere bestimmte Lebensäußerungen in höheren Breiten schneller aufeinander folgen, als in niederen; in Skandinavien beispielsweise hat man beobachtet, daß dieselbe Pflanze, die einen Breitengrad nördlicher wächst, als eine andere derselben Art, wenn sie im April blüht, etwas über vier Tage hinter der letzteren zurückbleibt, also später zu blühen beginnt, eine andere, die im Mai blüht, zeigt nur noch etwas über zwei Tage, eine im Juli etwa $1^1/_2$ Tag, im Juli noch $^1/_2$ Tag Differenz, während im August die Blütezeiten zusammenfallen. Durch die längere Belichtung ist also die klimatische Differenz allmählich eingeholt (vgl. Warming usw.).

Einen mindestens ebenso großen Einfluß als die geographische Verteilung des Lichtes hat die **lokale;** durch das Aufwachsen hoher Bäume in dichten Beständen, durch die Bildung enger Schluchten und Höhlungen, durch die Vernichtung des Lichtes im Wasser werden Stellen geschaffen, denen für den Pflanzenwuchs nichts fehlt als der direkte Einfall der Sonnenstrahlen. Aber auch hieran sind Pflanzenarten angepaßt. Es ist nicht nur der verminderte Lichteinfall, der andere Lebensbedingungen, also verlangsamte Assimilation schafft, sondern auch die Veränderung des Lichtes. Wir wissen aus der Physik, daß die das weiße Sonnenlicht zusammensetzenden Strahlen des Spektrums verschieden brechbar sind, je nach dem Medium, welches sie passieren; so werden im Walde viele kurzwellige, also blaue und violette Strahlen abgeblendet, ebenso an Orten, an denen lange Zeit Nebel herrscht. Die von den Reisenden mehrfach beobachtete auch nach eigenen Beobachtungen richtige Pflanzenarmut in nebligen Küstenstrichen[11] z. B. an dem Ausgange der westnorwegischen Fjorde gegenüber dem relativen Artenreichtum im Innern, hängt wohl sicher neben dem absolut matten Lichte mit der Lichtzersetzung zusammen.

---

[11] Nathorst, Studien Fl. Spitzbergens in Engl. Bot. Jahrb. IV (1883). — Hartz, Ostgrönlands Vegetationsforhold in Meddel. om Grönl. XVIII (1895).

Bei der physikalischen **Messung des Lichtes**[12] wird und wurde als Maßeinheit der chemischen Intensität die Schwärzung photographischer Normalpapiere in 1Sekunde verwandt.[13] Diese Messungen haben für die physiologische Beurteilung der Lichtwirkung auf Pflanzen nur einen beschränkten Wert, da die einzelnen Teile des Spektrums eine sehr verschiedene Wirkung ausüben.[14] Die langwelligen Strahlen, etwa die von Rot bis Anfang Grün sind die für die Reduktion der Kohlensäure wirksamen, also die hauptsächlich bei der Kohlenstoff-Assimilation in Betracht kommenden, die Entstehung des Chlorophylls scheint an Gelb oder Orange gebunden. Blau und Violett wirken bei der Assimilation der Nitrate[15] und bei vielen durch Tätigkeit des Protoplasmas bedingten Lebensäußerungen, sie sind es auch, die die bekannte Hemmung des Wachstums durch das Licht bewirken; sind sie zu intensiv, so werden durch sie Chlorophyll und Protoplasma zersetzt, diese werden abgetötet. Langley und Dorno (a. a. O.) haben gezeigt, daß die Energieverteilung in den einzelnen Teilen (Farben) des Sonnenspektrums außerordentlich verschieden ist.

Jede **Brechung** des Lichtes bedingt auch seine Zersetzung; sobald die Schwächung des Lichtes also wie bemerkt durch den Durchgang durch Nebel oder Wolken oder durch die Kronen der Bäume geschieht, wird die Wirkung der fehlerhaften Lichtzusammensetzung sich geltend machen; bei den Baumkronen besonders dann, wenn wie beim Buchenwalde die Zweige der Nachbarbäume sich durcheinander schieben, so daß dann fast jeder Fleck des Himmels für den Boden bedeckt ist, nicht wie im Eichenwalde, in dem die Kronen der Bäume sich gegeneinander abrunden und freies Himmelslicht zwischen sich hindurchlassen. Wiesner[16] berechnete die Gesamtintensität des Lichtes an einem sonnigen Tage Ende März auf 0,712, die 100 Schritt vom Rande eines noch unbelaubten Waldes auf 0,355, die im Baumschatten auf 0,166. An einem anderen Tage maß er die Gesamtintensität auf 0,666, im Schatten einer fast bis unten verzweigten Fichte (8 m hoch) nur noch 0,021. Im Mai erhielt er fol-

---

[12] Als wichtigste der neuen Arbeiten vgl. besonders die von C. Dorno, s. Physik der Sonnen- und Himmelsstrahlung 1919. — Verf. hat seine Messungen in Davos in der Schweiz gemacht.

[13] Kißling, Beitr. Kenntn. Einflusses chem. Lichtintens. Veget. Halle a. S. 1895.

[14] Vgl. besonders Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. I. Bd. 5. Aufl. Berlin. Paul Parey 1924. S. 667ff.

[15] Schimper, A. F. W., Über Kalkoxal.bildung in Laubblättern in Bot. Zeitg. 1888. — Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze in Flora 1890.

[16] Wiesner, J., Sitzber. Akad. Wiss. Wien CII. 1. (1893). 307.

gende Werte: eine Gesamtintensität von 0,5, in den Kronen von Roßkastanien 0,07, im Schatten des dichten Bestandes derselben nur 0,017, also nur $^1/_{29}$ der Gesamtintensität. Die größten Intensitäten sind wohl auf der Erde auf dem Pik von Teneriffa (3683 m) und auf dem Mount Whitney in Kalifornien gemessen worden.[17] Durch den Strahlungsverlust in der Atmosphäre berechnet Dorno (a. a. O. S. 24) aber folgendes: Von der gesamten Energiemenge, welche die Sonne der Erde zustrahlt, gelangen nur 75 % bis zu 1800 m Höhe und nur 50 % bis zum Meeresinnern und unter Berücksichtigung der Bewölkung nur 52 bzw. 24 %. Zum Mittel erhält also durch die direkte Sonnenstrahlung das Meeresniveau nicht die Hälfte derjenigen Strahlungsenergie, welche zu 1800 m Höhe gelangt.

Um mattes Licht möglichst ausnützen zu können, sind bei einer großen Zahl von Arten Lichtsinnesorgane[18] ausgebildet, die im Pflanzenreiche vielleicht verbreiteter sind als man annahm, wie durch eine Anzahl neuerer Arbeiten glaubhaft gemacht ist. Das bekannteste und typischste Beispiel ist das Leuchtmoos *(Schistostega)*, dessen Vorkeime (Fig. 90) in den schattigen Höhlen und Felsritzen das Licht so stark brechen und reflektieren, daß sie grünlich zu leuchten scheinen. Dies geschieht durch linsenförmige Zellen, die an der Spitze kugel-kappenförmig vorgewölbt sind. Wie durch eine Glaslinse werden die Strahlen gesammelt und an einem Punkt vereinigt; da dort natürtürlich die Hauptmenge des Chlorophylls liegt, kann an schattigen Orten die Assimilationstätigkeit sehr erheblich gesteigert werden, bei einer großen Reihe von Wald- und anderen Schattenpflanzen sind ähnliche linsenartige Aufwölbungen beobachtet worden. Bei Waldpflanzen, namentlich solchen dichter Wälder, in denen eine erhebliche Lichtzersetzung stattfindet, scheint häufig die Färbung der Blätter als Farbenfilter[19] zu dienen, um möglichst normal zusammengesetztes Licht an das Blattgrün gelangen zu lassen, es ist sicher kein Zufall, daß in dem an kurzwelligen Strahlen armen Waldlicht so zahlreiche Waldbodenpflanzen blaugrüne bis bläuliche oder bläulich schillernde Blätter *(Asarum, Galium silvaticum* usw.; diese Blau-

Fig. 90. Vorkeim des Leuchtmooses *(Schistostega)*. (Nach Migula.)

[17] Vgl. Dorno, C., a. a. O. S. 35.

[18] Noll, Über bunte Laubblätter. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XIII (1896). — Haberlandt, G., Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905.

[19] Vgl. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands, S. 180.

färbung tritt im tropischen Urwald bei Farnen usw. sehr viel intensiver auf) besitzen. Stahl (a. a. O.) und andere haben auch auf die Färbungen der Blätter in den Tropen und deren mutmaßlichen Zweck hingewiesen; auch in nördlichen Gebieten auf Hochgebirgen usw. finden sich oft Färbungen, und zwar besonders Rotfärbungen bei Pflanzen im intensiven Sonnenlicht. Über die sicher verschiedenartige Bedeutung des roten Blattfarbstoffes (Anthocyan[20]) sind die Ansichten noch sehr geteilt. In Gebirgen und arktischen Lagen spielt sicher die Erwärmung dabei eine Rolle.[21] — Die umgekehrten Färbungen finden sich im Wasser, wo die langwelligen Strahlen zunächst vernichtet werden (dem Taucher erscheint das Sonnenlicht rosa; Schillers Taucher); die kurzwelligen dringen noch bis unter 500 m (Chun, Tiefseeexped.). Die an tieferen Stellen wachsenden Meeresalgen haben von den in der Nähe der Oberfläche wachsenden Arten, die grün wie die Landpflanzen sind, abweichende Färbungen, zunächst folgt eine Zone braungefärbter, dann noch tiefer eine rot- oder violettgefärbter Algen, also ein Farbenwechsel dem des Spektrums entsprechend.[22]

In mattem Lichte haben die Pflanzen zunächst die Tendenz, alle ihre Blätter möglichst flach nebeneinander zu legen, so daß möglichst nicht eins das andere beschattet, sie bilden „Blattmosaik“ (Kerner),[23] um jeden Lichtstrahl völlig ausnützen zu können. Da schattige Stellen auch meist kühl sind, können sie zugleich ihre Blattfläche vergrößern oder um zugleich eine ausgiebige Umspülung durch die Luft bei der verhältnismäßig schwachen Verdunstung zu ermöglichen, sie in feine Fiedern und Blättchen zerteilen. Dabei sind die Blätter dünn und meist auch schlaff, die mechanischen Elemente, d. h. Holz- und Bastteile in der Pflanze sind meist schwach ausgebildet. Die sie zusammensetzenden Zellen sind dünnwandig und damit das Blattgrün möglichst an die Oberfläche des Blattes gelangt, also nicht durch Zellwände noch beschattet wird, ist die bei den Lichtpflanzen aus senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen bestehende sogenannte Palisadenschicht dünn, die Zellen sind kurz (Fig. 91). Um die Atmung in der meist ruhigen Luft zu befördern, werden in dem ganzen Teile der Unterseite des Blattes, welche von rundlichen von Luft umspülten Zellen gebildet wird (Schwammparenchym), die Lufträume möglichst groß, kurz alle Blätter sind deutlich dorsiventral

---

[20] Gertz, Otto, Studier öfver Anthocyan. Lund 1906.

[21] Buscalioni, L., u. Pollocci, Atti Ist. bot. Pavia 2. ser. VIII (1903).

[22] Jönsson, Nyt Magaz. Naturv. XLI (1903).

[23] Vgl. Warming, Eug., Om Lövbladformer. Overs. K. Danske Vid. Selsk. Forh. 1901.

(Heinricher). Die Spaltöffnungen, die die direkte Verbindung mit der Luft der Außenwelt herstellen, liegen nicht wie gewöhnlich nur auf der Unterseite des Blattes, sondern auf beiden Seiten. Auch die chemische Zusammensetzung des Blattgrüns in den Schattenpflanzen ist öfter abweichend gestaltet, wenigstens bräunt sich der Alkoholauszug von manchen schneller, wenn man ihn im Lichte stehen läßt, als solcher von Lichtpflanzen.[24]

Viele Schattenpflanzen bräunen sich sofort und ihre Blätter vertrocknen, sobald sie dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt werden, sind dagegen sattgrün, wenn sie im Schatten wachsen. Je heller ihr Standort wird, desto gelber werden die Blätter. Manche Lichtpflanzen gedeihen nur, wenn sie in voller Sonne aufwachsen, geraten sie in Schatten, dann vergeilen sie, ihre Stengelglieder strecken sich, die Blätter vergrößern sich zunächst krankhaft. Durch die zu geringe Assimilation werden die Pflanzen geschwächt, es fehlt ihnen an plastischem Material, und selbst wenn sie nicht von andern dort besser gedeihenden erdrückt werden, gehen sie allmählich an Erschöpfung zugrunde oder Parasiten (Pilze oder Tiere) befallen die geschwächten Körper und vernichten sie. — So geht z. B. bei allmählichen Bewaldungen früher kahler Flächen die Lichtflora zum größten Teil zugrunde, oder wie oben beschrieben verschwindet bei plötzlichen Abholzungen ein Teil der Schattenpflanzen sofort.

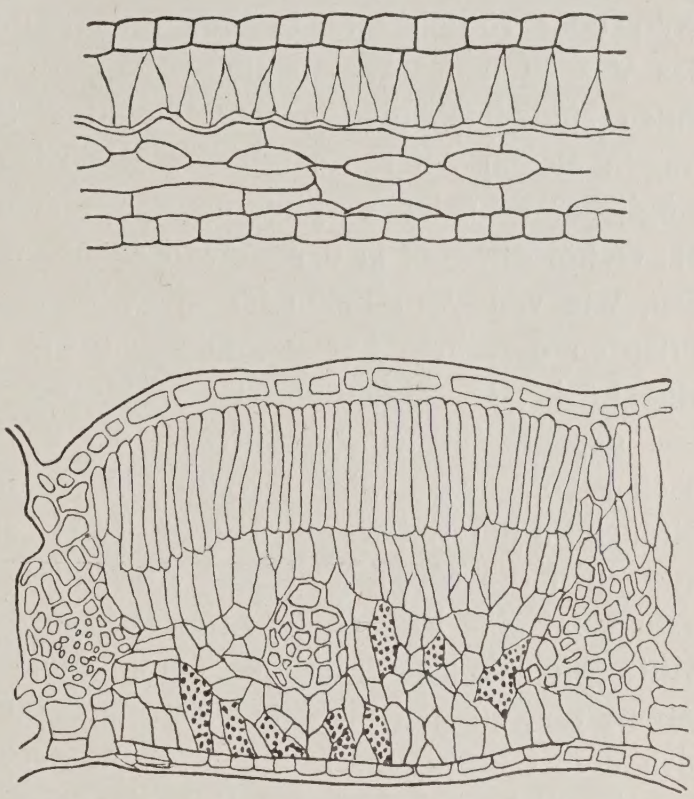


Fig. 91. Buchenblätter, unten in der Sonne, oben im Schatten gewachsen. (Nach Zon u. Graves.)

Andere Pflanzen haben eine große **Anpassungsfähigkeit** (vgl. S. 205 Stebler und Volkart); wir werden die Eigentümlichkeit mancher Arten auch den andern Faktoren gegenüber später zu betrachten haben. Sie können sowohl in voller Sonne als im öfter ziemlich dichten

[24] Über die sehr ausgiebige Literatur vgl. besonders Heinricher, Haberlandt (Pringsh. Jahrb. XIII, 1881), Schimper (Pflanzengeogr.), Warming usw.

Schatten aufwachsen, verändern alsdann aber ihre Tracht nicht unerheblich. Im Schatten sind ihre Blätter oft mehr als doppelt so groß, als in der Sonne (Kißling a. a. O.) und stellen sich ganz flach senkrecht zum einfallenden Lichte. Besonders auffallend ist diese Vergrößerung der Blätter in den trüben Teilen des westlichen Norwegens (oben S. 138, 199), dort sah ich z. B. die Blüten von *Tropaeolum* ganz in der Blattmasse versteckt, überhaupt ist diese Vergrößerung an Kulturpflanzen besonders auffällig.[25] Die Färbung der betr. Individuen ist im Schatten eine lebhaft grüne, in der Sonne sind sie oft hellgrün oder rötlich und bräunlich überlaufen. Besonders auffällig ist das Verhalten der Waldbäume in der Jugend und im Alter; viele von ihnen sind imstande, in der Jugend viel stärkeren Schatten zu ertragen als im Alter. Es ist dies sicherlich eine Anpassung, um eine möglichst schnelle Verjüngung der Wälder zu ermöglichen. Würden die Gehölzpflanzen in der Jugend ebenso wenig Schatten ertragen können, wie viele von ihnen im Alter, so würde ein Aufwachsen junger Pflanzen derselben bestandbildenden Art erst erfolgen können, wenn eine Lücke, eine Lichtung, im Walde entstanden ist. Ganz abgesehen von der erheblichen Konkurrenz, die den Gehölzsämlingen dann zunächst von den üppig dort im Lichte aufsprießenden Kräutern und Sträuchern bereitet würde, würde das Heranwachsen sehr lange dauern und auch die Möglichkeit der Ansiedlung anderer Gehölze wäre gegeben. Ist eine Pflanze aber imstande in der Jugend im Schatten ihrer Mutterpflanze als Unterholz, ähnlich wie es die Waldsträucher zeitlebens tun, zu gedeihen und sich langsam zu vergrößern, so wird sie sich sofort kräftigen, wenn durch Absterben oder Umfallen der alten Bäume Licht geschaffen wird; sie wird schnell in die entstandene Lücke hineinwachsen können. Manche Pflanzen können jahrzehntelang ein Leben als Unterholz führen (Fig. 92). Die Tracht dieser Jugendformen im Schatten ist sehr abweichend von der der alten oder in der Sonne aufwachsender Exemplare. Sie bilden fast stets deutliche Blattmosaik, ihr Höhenwuchs ist gewöhnlich gering, sie wachsen flach, oft sehr stark in die Breite, um recht viel Licht zu fangen. Die Anatomie der Blätter ist die der Schattenpflanzen[26] (vgl. S. 203). Eine Schattenbuche kann ihre Äste wie breite Schirme oft über eine große Fläche ausspannen, eine Tanne oder Fichte wächst breit

---

[25] Schübeler, Norges växtrige. Christiania 1886—88. — Bonnier u. Flahault, Ann. sc. nat. 6. sér. VII (1879). — Über die Stellung zum Lichte vgl. auch Heinricher, Pringsh. Jahrb. XV (1884).

[26] Stahl, Zeitschr. Naturw. Jena XVI (1883). — Woodhead, Journ. Linn. Soc. XXXVIII (1906.)

mit sehr kurzem aufrechten Mitteltriebe. Noch viel abweichender sind manche Jugendformen tropischer Bäume gestaltet, es gibt dort Pflanzen, die anfangs ähnlich wie unser Efeu an den Bäumen in die Höhe klimmen, und erst, wenn sie mit ihren Blättern an das Licht gelangt sind, stärken sie ihren Stamm und stehen schließlich, wenn die ehemaligen Stützbäume absterben, selbständig im Walde (Würgerfeigen Fig. 122, *Marcgravia* u. a.). — Stebler und Volkart[27] haben vergleichende Messungen der Lichtintensität auf den schweizerischen

Fig. 92. Fichte im dichten Schatten aufgewachsen, viel breiter als hoch. (Phot. Graebner.)

Vegetationsformationen angestellt und das Lichtbedürfnis der einzelnen Pflanzenarten untersucht; sie unterscheiden solche, die Licht bedürfen, die Licht lieben, die sich indifferent verhalten, die möglichst das volle Licht vermeiden und schließlich solche, die es nicht ertragen können. Noch bei sehr wenig Licht können einige Pflanzen leben, so bei den nur zeitweise brennenden elektrischen Lampen in Höhlen und in den Tunneln z. B. der Schweizer Berge, bei Licht, bei dem man nicht mehr zu lesen imstande ist, nicht einmal an sonnigen Tagen.

Wie die erst später sich zu Lichtpflanzen ausbildenden Gehölze,

[27] Volkhart, A., Einfluß der Beschattung auf den Rasen. Landw. Jahrb. Schweiz 1904.

so sind auch andere, die sogleich auf den offenen Flächen keimen, in der Sonne sehr abweichend von den Schattenpflanzen gebaut. Zunächst sind sie in allen Teilen derber und fester (holziger), die Oberhaut ihrer Blätter ist dicker, das Palisadenparenchym hat gestreckte Zellen, die bei echten Sonnenpflanzen die Hauptmenge des Blattgrüns im Innern des Blattes, also an ihrem Grunde, geschützt vor den direkten Sonnenstrahlen haben; mitunter ist das Palisadenparenchym gar mehrschichtig oder auch die Oberhaut ist verdoppelt. Je intensiver das Sonnenlicht die Pflanzen trifft, desto mehr muß sich das Blatt oder die Pflanze vor dem Zuviel schützen. Wir sahen, daß starkes Sonnenlicht erwärmend, die Verdunstung befördernd wirkt, deshalb sucht die Pflanze allein bei zu starker Belichtung[28] die Verdunstung herabzusetzen, die Spaltöffnungen werden klein und liegen meist nur an der geschützten Unterseite oft in Haaren oder Filz eingebettet, die Atemhöhlen des Schwammparenchyms verengen sich, um den Gasaustausch nach außen zu verlangsamen usw. Die Blätter stellen sich auch nicht mehr flach zur Sonne, sondern suchen den senkrechten Einfall der Sonnenstrahlen namentlich um die Mittagszeit zu verhindern, sie stellen sich schräg zur Sonne (vgl. S. 187 f.), die Zweige sind dicht belaubt, ein Blatt schützt das andere. Dann ist auch meist ihre Oberfläche kraus, oft sogar buckelig oder faltig (so bei den Palmenblättern),[29] dadurch, namentlich, wenn sie blank sind, wird ein guter Teil der Lichtstrahlen zurückgeworfen,[30] gebrochen.

Auch die Blattform ist natürlich sehr abweichend; die Blätter werden im starken Lichte oft verkleinert, sind oft nur schuppenförmig, so daß der derbe, mitunter blattartig verbreiterte Stengel (*Ruscus* usw.) die Assimilation übernimmt. Schmale nadelartige usw. Blätter bilden gegenüber den breiten flachen der Schattenpflanzen deutliche Kontraste (Warming a. a. O. 190).

Hier und da, besonders auf Steppen (aber nur an offenen, sonnigen Orten), stellen sich die Blätter mit ihren Flächen direkt nord-südlich, so daß die Mittagssonne die Schneiden trifft (Kompaßpflanzen).[31] Hier sind oft beide Blattseiten ganz gleich, der Blattoberseite ähnlich gebaut (vgl. S. 187 f., die schattenlosen Wälder). In Amerika ist auf den Prärien das große *Silphium laciniatum* ein Anzeiger der Nord-Südrichtung, bei uns der wilde Salat *(Lactuca scariola)*.[32]

---

[28] Wiesner, J., Nat. Einr. Schutz. Cloroph. Festschr. Zool.-Bot. Ges. Wien 1876.

[29] Johow, F., Pringsh. Jahrb. XIV. (1884).

[30] Volkens, G., Pflanzen mit lackierten Blättern. Ber. Deutsch. Bot. Ges. VIII (1890).

[31] Linstow, O. von, Über Kompaßpflanzen und ihre Bedeutung für die Klimafrage. Der Naturforscher 1927—28. Heft 4.

[32] Vgl. bes. Stahl, Zeitschr. Natur.-Wiss. Jena XV (1881), XVI (1883).

Ebenso wie in der Pflanze starkes Sonnenlicht in Wärme umgesetzt wird, geschieht dies natürlich auch an dem Standorte, sonnige Gebiete sind warm, deshalb schließen sich naturgemäß, oft kaum in ihrem Einflusse trennbar, an die

Wirkungen der Wärme

Während die Lichtwirkungen, wie wir sahen, am meisten dort zu konstatieren waren, wo das Licht recht lange wirkte, wird die Wärme dort am intensivsten und am meisten wirksam sein, wo die Sonnenstrahlen am steilsten einfallen. Vom Äquator bis zu den Polen findet unter gleichen Lagen im Flachlande eine allmähliche Abnahme der Wärme statt, die durch die schiefe Stellung der Erdachse zur Erdbahn sich sehr bald namentlich in der Ausbildung von kalten Perioden (Wintern) ausprägt. Je mehr wir uns den Polen nähern, desto kälter werden diese Perioden, und allmählich werden, je weiter wir uns von den Wendekreisen entfernen, je schräger also auch in warmen Jahreszeiten die Sonnenstrahlen einfallen, auch die warmen Zeiten, die Sommer, kühler.[33] Aber diese sind überall auf der Erde noch warm genug, um Pflanzenleben zuzulassen, wenn nicht die lange Dauer des Winters so viel Eis und Schnee aufgehäuft hat, daß die Sommerwärme nicht mehr ausreicht, es völlig verschwinden zu lassen (vereiste Teile, Gletscher); aber selbst die aus den vereisten Teilen hervorragenden Felsspitzen usw. tragen an allen geeigneten Stellen Pflanzenwuchs.

Ganz ähnlich wie von den Tropen zu den Polen, nimmt auch die Wärme mit der Höhe der Gebirge ab, ganz ähnliche Zonen zeigen sich in allen höheren Erhebungen. Von dem Klima der betr. Ebene, aus der das Gebirge aufsteigt, wird mit Zunahme der Höhe die Wärme abnehmen, auch hier wird in der Höhe sich keine Region finden, die ganz pflanzenlos ist, sofern sie nicht mit Eis bedeckt ist.

Wie beim Licht, so hat auch bezüglich der Wärme jede Pflanze ihr Minimum, bei der die Lebensäußerungen beginnen, die sich allmählich steigern bis zu einem Optimum der Wärme, bei Überschreitung dieses Optimums aber sehr bald bis zur schädlichen Wirkung abnehmen. Aber nicht nur jede Pflanze hat ihre eigenen Temperaturgrenzen, sondern jede **einzelne Lebensäußerung** einer Pflanze kann ihr eigenes Temperaturminimum, -optimum und -maximum haben (vgl. Sorauer, Handb. Pflzkrankh. I. 5. Aufl.). So kann beispielsweise, wie es bei keimenden Getreidesamen, bei manchen Zwiebelgewächsen usw. der Fall ist, das Wachstum bei einer niedrigeren Temperatur beginnen als

[33] Areschoug, Einfl. Klima Organ. Pfl. Engl. Jahrb. II. (1882). Bedeut. Palis. parench. Transpir. Flora XCVI (1906).

die Ausbildung des Blattgrüns, die betr. Pflanzen wachsen dann bleich heran. Auch zum Öffnen der Blüten, zur Samenreife usw. gehören bestimmte Temperaturen. Sorauer hat auch a. a. O. gezeigt, daß die einzelnen Organe sehr verschieden empfindlich sind, daß z. B. Samenanlagen, Pollenkörner usw. erfrieren können, während die sie umgebenden Zellen intakt bleiben; eine Beobachtung, die ich z. B. an unseren Obstgehölzen (bes. Pfirsich, Aprikose) öfter bestätigt fand.

Die Temperaturen unter dem Minimum (also Kälte) und über dem Maximum brauchen nicht tödlich zu wirken, im Gegenteil, manche Pflanzen haben das Bedürfnis, längere Zeit in einer Ruheperiode zu verharren: die Pflanzen kühlerer Länder in einer Kältestarre,[34] die Pflanzen der Steppen und Wüsten in einer Wärme- (resp. Trocken-)starre. Meist beginnen die Lebensäußerungen erst über 0°, nur einige Algen haben die Fähigkeit, in einer Temperatur unter dem Gefrierpunkt in kaltem Salzwasser zu leben und zu wachsen. J. Kjellman[35] beobachtete bei einer Temperatur von −1,8 bis 0° bei 22 Algenarten unter 27 aufgefischten Wachstum und Fruktifikation, und zwar im Winter an der Spitzbergischen Küste unter etwa 80° n. Br. — Bei 0° kann man schon bei manchen Pflanzen Lebensäußerungen beobachten, so treibende Zwiebelgewächse im Eise (selbst an dunklen Orten), keimende Getreidekörner usw. Die meisten Pflanzen zeigen ein Wachstum erst über 0°, ja eine Anzahl tropischer erst bei etwa 15° oder gar mehr. Gegen Temperaturen unter dem Optimum resp. auch gegen solche unter dem Minimum, bei dem die Lebensäußerungen beginnen, verhalten sich die Pflanzen gleichfalls sehr verschieden, denn während manche (gewisse Bakterien z. B.) selbst gegen die stärksten Kältegrade unempfindlich sich erweisen und auch einige Blütenpflanzen, wie z. B. arktische Löffelkräuter *(Cochlearia)* bis −46° ohne Schutz ohne Schaden ertrugen,[36] zeigen sich manche, besonders tropische Gewächse sehr hinfällig, bei länger andauernder „Unterkältung", selbst bei erheblich über dem Gefrierpunkt liegenden Temperaturen. Molisch[37] zeigte, daß eine Reihe von Pflanzenarten schon bei +2° oder gar schon bei +5° alle Anzeichen des Erfrierens zeigen, daß das Zellwasser in die Interzellularräume tritt und die Pflanzen schließlich absterben. Andrerseits gedeihen z. B. in Sibirien bei Irkutsk und Werchojansk mit einer

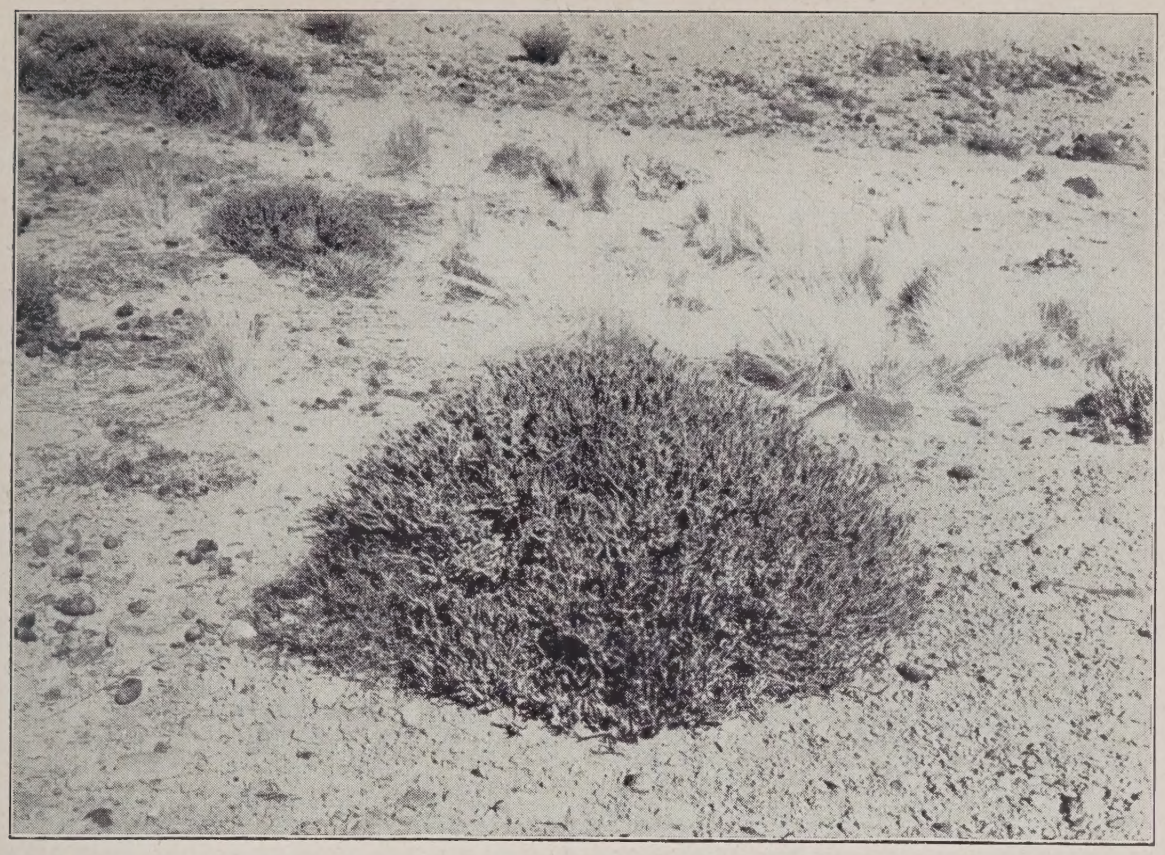
---

[34] Sachs, Vorübergeh. Starrezust. Flora 1863. (Ges. Abh. I, 84 [1892]).

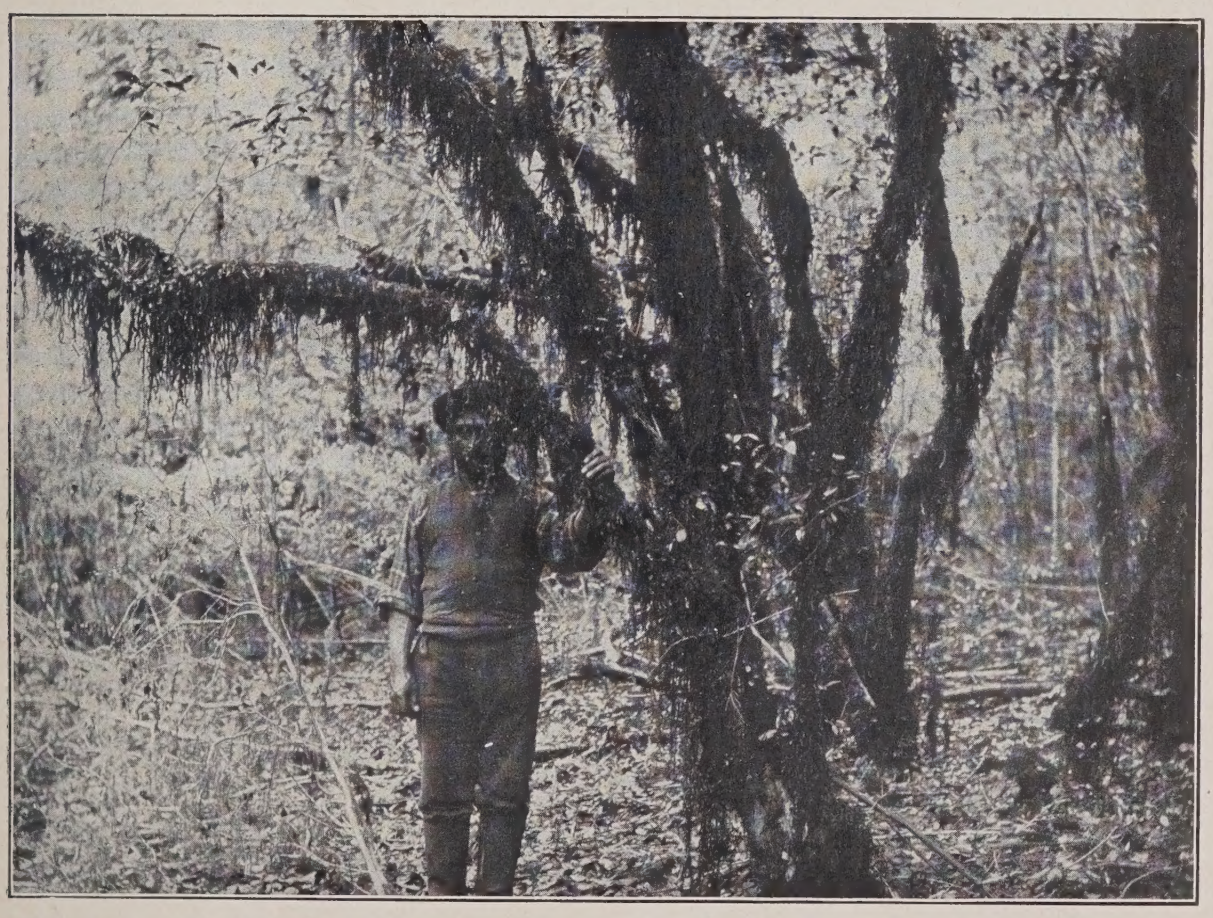
[35] Comptes rend. LXXX (1875). — Vgl. auch Vega-Expeditionens Vetensk. iakttag. I (1882); bei Nordenskjöld (1884), Leipzig 1885. — Archiv f. Bot. V (1906).

[36] Kjellman in Nordenskjöld, Studien u. Forschungen. Leipzig 1885. — Kihlman, Pflanzenbiolog. Stud. Russ. Lappl. 1890.

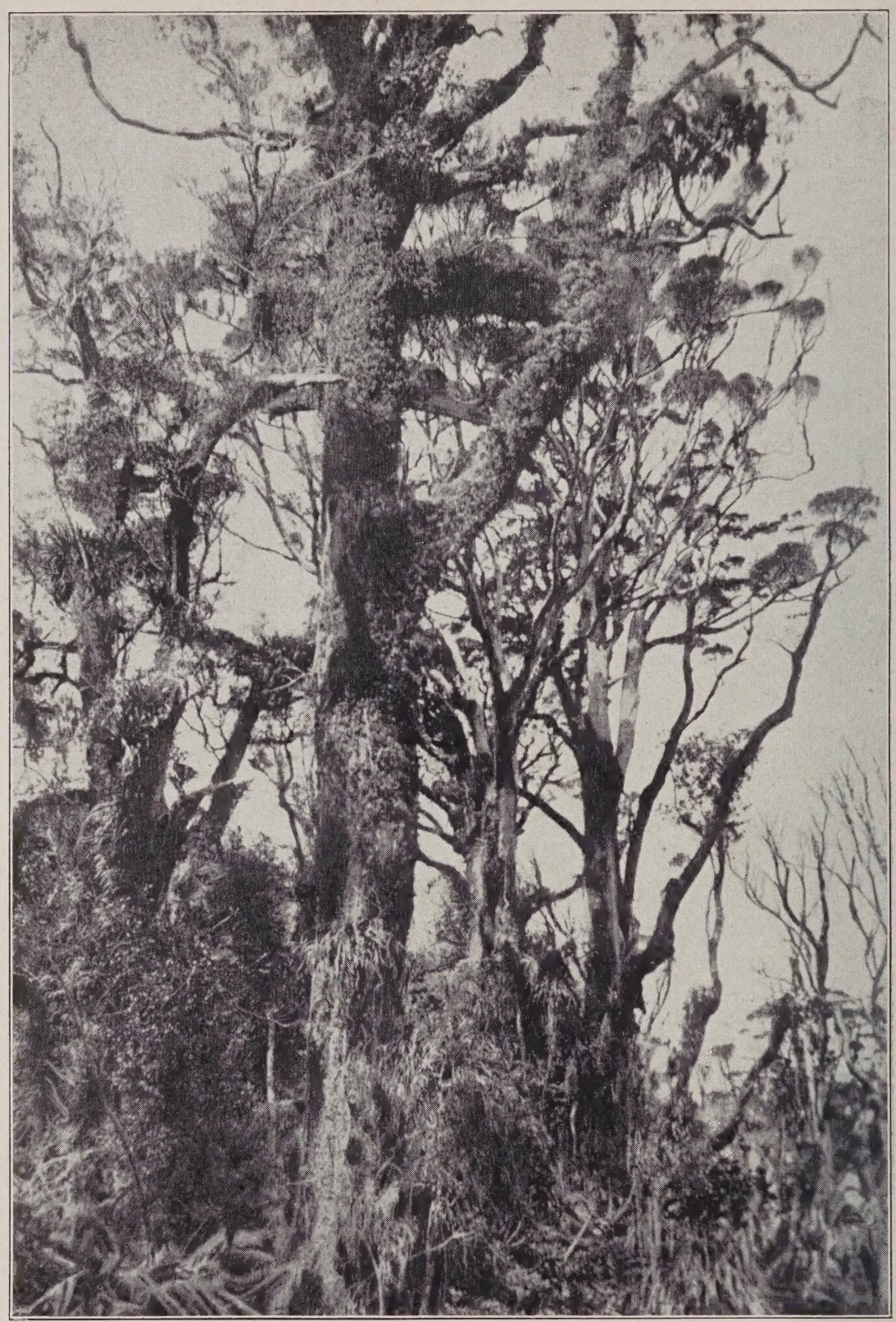
[37] Sitzber. Akad. Wissensch. Wien CV. 1. Math.-nat. Kl. (1896).



Fabiana bryoides (Solanacee) in der Wüste Atacama in 2000 m Höhe. (Phot. Werdermann). An den fast blattlosen Zweigen befinden sich starke Harzausscheidungen, so daß der grüne Strauch leicht brennt



Pterygophyllum, epiphytisches Moos auf einem Baum (Nach Dusen u. Neger)



Ephiphyten auf der Miro (Podocarpus ferruginea) Neuseeland, Nordinsel 1885 (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Temperatur bis zu — 60° (vgl. S. 217) noch einige 100 Arten. Bei den bei uns kultivierten tropischen Gewächsen (Mais, Kürbis usw.) kann man nach der „Unterkältung" über dem Gefrierpunkt oft charakteristische Wachstumsstockungen beobachten, die erst nach längerer Einwirkung der Wärme behoben werden. Schon dadurch, daß die Mitteltemperatur eines Ortes unter dem Optimum einer Pflanze erheblich zurückbleibt, kann ihrer natürlichen Verbreitung eine Grenze gesetzt werden; sie erliegt der Konkurrenz der dort besser angepaßten. Wird die Konkurrenz, wie z. B. bei den Kulturpflanzen, aufgehoben, die ursprünglich wilde Vegetation also vernichtet, so kann eine Pflanze noch ziemlich weit von ihrem wilden Vorkommen entfernt, ihren ganzen Kreislauf bis zur Fruchtreife vollenden, ohne doch selbst nach jahrhundertelanger Kultur irgendwelche Neigung zur Einbürgerung zu zeigen. — Eine sehr starke Pflanzengrenze bedeutet naturgemäß eine durchschnittlich alljährlich eintretende Erniedrigung der Temperatur unter 0°, also der Eintritt einer, wenn auch kurzen, Frostperiode. Hier setzt das Gefrieren der Zellen der Verbreitung der Pflanzen, die keinen Frost ertragen können, ein Ziel. Während also in den wärmeren subtropischen Gegenden durch die Erniedrigung der Temperatur im Winter auf wenige Wärmegrade wohl eine Stockung des Zuwachses usw. hervorgebracht wird, also die Zeit der intensiven Stoffproduktion verkürzt wird, müssen bei regelmäßigem Eintritt der Fröste die Pflanzen schon bestimmte Anpassungen an diese Temperaturerniedrigung besitzen;[38] sie müssen sich z. B. mit schlechten Wärmeleitern umgeben, sich einhüllen in solche Substanzen, ähnlich, wie es der Gärtner in unseren Gegenden mit empfindlichen Pflanzen tut. Eine der hauptsächlichsten Einrichtungen, durch die die Pflanze in der kalten Zeit nur mit solchen schlechten Wärmeleitern (Kork, Borke, trockenhäutige und harzige usw. Knospenschuppen) umgeben ist, ist der Laubfall, alle dem direkten Einflusse der Luft ausgesetzten Pflanzenteile ohne Schutz werden abgeworfen (vgl. auch bei Feuchtigkeit). Die Folge dieser Anpassung ist das allmähliche bis plötzliche Abnehmen der immergrünen Gewächse, die in den Tropen an günstigen Orten bei weitem dominieren, bei uns schon sehr spärlich sind. Im Mittelmeergebiete scheidet sich z. B. sehr scharf die immergrüne Zone von der nördlichen und in den Bergen höher gelegenen laubwechselnden. Andererseits ist bekannt, daß manche laubwechselnde Gehölze (Wein, Rosen, Liguster, Magno-

[38] Vgl. Detmer, Einw. niedr. Temp. Forsch. Agrik.-Phys. 1888; Beob. norm. Atmung Ber. Deutsch. Bot. Ges. X (1892). — Mez Flora XCIV (1905); Engl. Bot. Jahrb. XXXIV Beibl. (1905). — Lidforss in Lunds Univ. Aarsskr. N. F. II. 2 (1907).

lia usw.) in wärmere Länder oder mitunter auch nur in wärmere Lagen verpflanzt immergrün wurden und z. T. die Einhaltung der regelmäßigen Wachstumsperioden aufgaben (Humboldt u. a.). Besonders beim Wein u. a. ist zu beobachten, daß in warmen Ländern die Äste einer Pflanze sich verschieden verhielten, einzelne Äste waren winterlich entlaubt, während andere den frischen Frühjahrstrieb zeigten und die übrigen z. T. Sommerlaub, z. T. schon den Herbstzustand mit reifen Früchten aufwiesen. (Andere Arten, *Quercus, Ficus* usw., vgl. Schimper und unten Perioden usw.).

Langsam sich erniedrigende Temperaturen, selbst, wenn sie erheblich tief gehen, werden von den Pflanzen im allgemeinen sehr viel besser ertragen als **schneller** schwankende. Durch plötzliche Erhöhung und dann wieder Erniedrigung können selbst die widerstandsfähigsten Gewächse kälterer Regionen vernichtet werden. Die Hauptwirkung der schlechten Wärmeleiter in den kälteren Jahreszeiten beruht sicher auf der Verlangsamung, mit der die Temperaturschwankungen den Zellen und ihrem Inhalt mitgeteilt werden. Abgehalten werden tiefe Temperaturen selbstverständlich nicht durch die Bedeckung mit Kork usw., aber sowohl das Gefrieren wie das Auftauen geht langsam vor sich. Die Zellen haben Zeit, ihr Zellwasser vor dem Gefrieren aus dem Primordialschlauch in die Interzellularen zu entlassen. Einen Schutz gegen die starken Temperaturschwankungen stellt vielleicht in erster Linie (neben dem Verdunstungsschutz, s. Trockenheit) die bei Gebirgspflanzen, bei den Bewohnern von Steppen und Wüsten usw. so häufige Bekleidung aller Organe mit Filz[39] oder anderen Haarbildungen dar (die öfter so dick sein können, daß Blätter usw. völlig darin versteckt sind). Sowohl in den Hochgebirgen, wo durch die starke Insolation eine heftige Erwärmung in der Sonne, im Schatten aber und besonders des Nachts plötzliche Abkühlung eintritt, ebenso in der trocknen Luft der Wüsten, wo Ascherson beispielsweise in der Libyschen Wüste bei Tage $+25^0$, in der darauf folgenden Nacht -4^0 beobachtete, sind solche Schutzmaßregeln sehr notwendig, ohne sie würden viele Pflanzen nicht wachsen können. Alle unsere Kulturpflanzen zeigen uns, wie gefährlich stärkere Temperaturschwankungen überhaupt und namentlich in der Vegetationsperiode sind. Sofern durch sie nicht sogleich eine Vernichtung der betroffenen Pflanzen erfolgt, werden doch eine Reihe schlimmer und z. T. langwieriger Krankheiten hervorgebracht. Die Plötzlichkeit namentlich der Erwärmung ist der Grund, weshalb z. B. empfindlichere Gewächse an der wärmeren Ost- und Südostseite oft stärker an Frostschäden (Krebs an Obstbäumen usw.) leiden als an Nordseiten usw.

[39] Göbel, Pflanzenbiologische Schilderungen, 2 Bde. 1889—91.

Weshalb und unter welchen Umständen die Pflanzen tiefere bis sehr tiefe Temperaturen ertragen oder warum nicht, ist ein außerordentlich interessantes, aber auch schwieriges, noch lange nicht in allen Punkten geklärtes Kapitel. Zunächst spielt sicher die **Beschaffenheit des Zellinhaltes,** also namentlich des Protoplasmas, eine bestimmende Rolle. Bei den oben erwähnten Bakterien, der *Cochlearia* usw., muß schon die Zusammensetzung desselben ganz abweichend sein von solchen Pflanzen, deren Protoplasma schon bei über $+10^0$ in eine Kältestarre verfällt. Noch merkwürdiger verhalten sich die kleinen Schneealgen (*Sphaerella nivalis* u. a.), die in einigen Gebirgen den Schnee färben: tagtäglich tauen sie in der Sonne auf und gefrieren des Nachts wieder.[40] Ganz ähnlich sind viele Pflanzen der nordischen Tundren gestellt, die öfter mehrmals am Tage unter 0^0 abgekühlt werden (Kihlman). Das Protoplasma einer Pflanze ist aber auch in den verschiedenen Jahreszeiten verschieden empfindlich; während unsere Laubhölzer z. B. im Winter tiefe Temperaturen von -30^0 und mehr ohne Schaden ertragen, erfriert selbst einer Eiche, Buche usw. im Frühjahr nach dem Austriebe das Laub schon bei wenigen Graden unter 0. Trockene Samen ertrugen bis -80^0 gut, gequollene waren längst tot (Cas. De Candolle u. R. Pictet).[41] *Galinsoga parviflora* ist sehr frostempfindlich, ihre Samen ertragen alle unter 0 Grad. Je wasserreicher[42] ein Pflanzenteil ist und namentlich je mehr plastisches Material sich in wässeriger Lösung in ihm befindet, je praller voll die jungen wachsenden Zellen sind, desto stärker wirken die Fröste. Je mehr das plastische Material im Zustande der Reservesubstanz (Stärke usw.) abgelagert ist, also wasserunlöslich ist, desto widerstandsfähiger erweist sich das betreffende Organ. Im Zustande der Winterruhe sind die Pflanzen wasserarm, die Zellen können dadurch schon nicht wie im Frühjahr durch das Gefrieren des Zellwassers (durch Ausdehnung des Wassers bei der Verwandlung in Eis) zerrissen werden. Die häufig beobachtete Tatsache, daß selbst „winterharte" Gehölze während der Frostperioden absterben,[43] wenn (besonders vor dem Eintritt des Frostes) Wassermangel im Boden herrschte, ist sicher in ihren Ursachen oft falsch gedeutet worden; es liegt nicht eigentlich ein

---

[40] Wittrock in Nordenskjöld, Studier og Forskn. Stockh. 1883 (Deutsch Leipzig 1885). — Lagerheim in Ber. Deutsch. Bot. Ges. X (1892).

[41] Arch. sc. et phys. Genève, 3. ser. II.

[42] Sachs, Kristallbildungen bei dem Gefrieren. Ber. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. Wiss. 1860 (Ges. Abh. I. 3 [1892]).

[43] Mayr, Waldungen von Nord-Amerika, 1890. Fremdl. Waldb. 1906, — Schimper, S. 45.

„Kältetod“ vor, sondern infolge des Frostes ist keine Wasserbewegung möglich und die der Verdunstung am meisten ausgesetzten Teile trocknen wieder so weit ein, daß das Protoplasma beim Wiederauftauen nicht mehr lebensfähig ist. Um dieses schädliche Austrocknen zu verhindern, finden wir in den ruhenden Zellen allerlei Beimischungen, so fette Öle, Schleim usw., auch der Harzgehalt der Zellen scheint sie widerstandsfähiger zu machen.[44] Sobald die Fröste eintreten, sehen wir die Blätter immergrüner Gewächse bei uns schlaff werden, die von *Rhododendron*, langnadeligen Kiefern usw., hängen herunter. Je länger, resp. je mehr eine Pflanze Wärme braucht, um ihren Jahreskreislauf zu vollenden, desto mehr leidet sie in Klimaten mit kürzeren oder kühleren Sommern, resp. kühlerem Herbst. Es gelingt ihr dort nicht vollständig in den Zustand der Winterruhe überzugehen, „auszureifen“, wie der Gärtner sagt, sie kann also ihre Grenzen nicht bis in jene Gebiete ausdehnen, sie erträgt sogar viel weniger Kälte als in ihrer Heimat. Als Beispiel mag gelten, daß aus dem Mittelmeergebiete stammende Zierpflanzen, Oleander; Lorbeer, Dattelpalmen *(Phoenix)* usw. (Fig. 69 ff.) bei uns schon bei wenigen Graden unter Null völlig gefrieren; in Oberitalien sinkt öfter die Temperatur im Winter bis auf −5, −6 oder gar −7° und doch schadet sie den Pflanzen wenig. Ebenso bilden der ostasiatische Papiermaulbeerbaum, Tamarisken usw. in der ungarischen Ebene z. B., wo sie oft stärkere Kältegrade wie bei uns zu erdulden haben, schöne Bäume, bei uns frieren sie häufig herunter, ihre Stämme werden deshalb nicht hoch und alt. In Deutschland sind die als Weingegenden bekannten Gebiete schon erheblich vor den übrigen bevorzugt. Das Holz reift besser aus, deshalb sind dieselben Pflanzen widerstandsfähiger.[45]

Unter den Schutzeinrichtungen, die das Eindringen der Temperaturschwankungen verlangsamen, spielt sicher auch die „Tunika“ (vgl. auch bei Trockenheit) eine große Rolle. Statt alle im Herbste absterbenden Pflanzenteile abzuwerfen, bleiben namentlich Blattscheiden, trockne Blätter usw. an der Pflanze sitzen und umgeben dicht oder locker die lebenden Teile. Bei Kräutern stecken die Knospen im Boden in den toten Resten, wie eine in Stroh eingepackte Kulturpflanze. Aber selbst das hängenbleibende Laub an den Bäumen, wie bei vielen Eichen und Buchen, vermindert die Wirkung der Winterstürme, das plötzliche Gefrieren, wie das plötzliche Auftauen des Innern der Krone.

---

[44] Näheres A. Fischer, Pringsh. Jahrb. XXII (1891). — O. G. Petersen, Danske Vid. Selsk. Overs. 1896. — Mez, a. a. O.

[45] Mohl, Üb. Erfrier. Zweigsp. Bot. Zeitg. 1848.

Ganz ähnlich wie die niedrigen Temperaturen verhalten sich die hohen über dem Maximum.[46] Manche Bakterien sterben, wenn sie im lebhaften Wachstum begriffen sind, schon bei ca. 50°, andere können namentlich im Ruhezustande vorübergehend über 100° er-

Fig. 39. Stranddistel *(Eryngium maritimum)* mit ausgezeichneter Xerophytentracht, blau bereift, dornig, hart usw. Wird als Naturdenkmal an den deutschen Küsten geschützt. (Nach Conwentz.)

tragen. In den Thermen[47] (S. 21) von Venezuela sollen angeblich noch bei über 80° Algen leben. Lufttrockene Samen sterben meist schon bei 75°, manche können bei vorübergehend 100 oder gar über 100°

[46] Sachs, Über ob. Temp.-Grenze Flora 1864 (Ges. Abh. I. III [1892]).
[47] Vgl. Cohn, Flora 1862. — Rabinowitsch, L. Zeitschr. f. Hygiene XX.

lebend bleiben. Krautige Pflanzenteile werden oft schon bei wenig über 50° abgetötet, so namentlich Farne und ihre Verwandten, manche Blütenpflanzen schon bei 40 bis 45°. Felsenpflanzen ertragen oft mehrere Stunden bis ca. 60° und mehr, bei der Mannaflechte *(Lecanora esculenta)* beobachtete man bis 70°. Pechuel-Lösche maß neben blühender *Ipomoea* im Sande des Strandes +69°, ähnliche Temperaturen beobachtete Massart[48] in Belgien, so 57 und 58° nicht selten, die Angabe, daß auch bei uns im Dünensande bis 80° vorkommen sollen, ist sicher zu hoch (Fig. 93). Auch die Lufterhitzung geht besonders an Felsen nicht selten bis 50° im Schatten (Hann), Askenasy[49] maß bei einer Schattentemperatur von 38° die Erhitzung im *Sempervivum*-Blatte auf 52°.

Aus all dem geht hervor, daß die Wärme ein äußerst wichtiger pflanzengeographischer Faktor ist, daß von seiner Verteilung über die Erdoberfläche, ebenso wie über kleinere Gebiete, viele Pflanzengrenzen abhängig sind. Die früher verbreitete Meinung, daß die allgemeine Verteilung der Wärme, also die Summe der gesamten während der Vegetationsperioden eingestrahlten Wärme die Hauptrolle spiele, ist längst aufgegeben (vgl. De Candolle oben S. 6ff.). Man hat früher solche Wärmesummen berechnet, dabei aber nur in ganz großen Zügen Übereinstimmungen gefunden. Ein Klima mit sehr heißem Sommer und kaltem Winter kann dieselben Werte ergeben wie ein mäßig warmes gleichmäßiges und doch muß der Einfluß auf die Pflanzen grundverschieden sein. Man hat deshalb andere Berechnungen angestellt, die größere Übereinstimmungen mit der wirklichen Pflanzenverbreitung, sowie mit der Möglichkeit des Anbaus der Kulturpflanzen aufweisen. Heiße Sommer und kalte Winter haben die Gebiete kontinentalen Klimas, in denen die starken Kontraste ihre Hauptwirkung ausüben. Schon in den Tropen kann eine ungleiche Verteilung der Wärme vom Tag zur Nacht (die natürlich mit Trockenheit [vgl. dieselbe] Hand in Hand geht, Steppen, Wüsten) einwirken, je mehr wir uns aber den Polen nähern, desto stärker prägen sich die durch Temperaturunterschiede ausgezeichneten Jahreszeiten, also Sommer und Winter aus, desto mehr müssen die Pflanzen diesen Schwankungen angepaßt sein, desto mehr befähigt sein, eine durch niedrige Temperatur hervorgerufene Ruheperiode zu überstehen. Wie schon oben bemerkt, spielt dann die alljährliche Abkühlung unter den Gefrierpunkt mit die allerwichtigste Rolle. — Neben diesen großen

[48] Massart, J., Essai de géogr. bot. distr. litt. Belg. Bruxelles 1908. — Les distr. litt. et alluv. Brux. 1908.

[49] Askenasy, E., Botanische Zeitg. 1875. — Berichte Deutsch. Bot. Ges. VIII (1890).

Schwankungen im Jahresverlauf sind aber die kleineren nicht zu vernachlässigen. Sicher sind schon die der Ruheperioden, der Winter, nicht ohne Einfluß. Ein gleichmäßiger Winter, bei dem die Temperatur dauernd unter 0° bleibt, resp. bei dem durch eine Schneedecke für alle Kräuter usw. die Temperaturschwankungen gemildert werden, wird ganz anders wirken, und zwar günstiger auf den Pflanzenwuchs als ein fortwährend schwankender. Sind Kälteperioden durch große wärmere Zeiten unterbrochen oder, noch schlimmer, sind laue Winter mit kürzeren Kälteperioden vorhanden, so setzt das vielen Pflanzen eine Grenze. In der wärmeren Zeit beginnen sie zu wachsen und gefrieren dann wieder. Die Gebiete, in denen ein solches Klima vorwiegt, sind deshalb auch artenarm, die mit ausgeprägten Wintern artenreicher.

Mehr noch als der Winter wirken aber **Frühjahr,** Sommer und **Herbst.**[50] Regelmäßige stärkere Temperaturerniedrigungen im Frühjahr setzen allen frühtreibenden etwas empfindlichen Pflanzen ein Ziel. So kann dort z. B. schon kein Wein gedeihen. Selbst in Deutschland gibt es Gebiete (z. B. Teile der Lüneburger Heide) wo infolge der fast alljährlich einsetzenden Frühjahrsfröste auf freiem Felde selbst so harte Pflanzen wie unsere Eichen und Buchen zu Krüppeln werden. Auf die meisten Pflanzen muß dies ähnlich stark wirken; nur ganz widerstandsfähige können hier wildwachsend Bestände bilden. Schwankt nun selbst im Sommer die Temperatur stark (vgl. oben), so müssen die Pflanzen notgedrungen bestimmte Einrichtungen besitzen, etwa die oben beschriebenen schlechten Wärmeleiter, oder sie legen sich dem Boden an, um, wie das Spalierobst an Wänden usw., während des Nachts von der Ausstrahlung des am Tage erwärmten Bodens Wärme zu erhalten (Spalierwuchs; Blattrosetten usw., Warming) oder sie bilden mit zahlreichen Trieben, die dicht nebeneinander liegen, dichte oder lockere Polster[51] (Gestrüppe), in denen die Tageswärme länger erhalten bleibt. Wie langsam solch Ausgleich der Temperatur selbst in lockern Gebüschen vor sich geht, davon kann man sich überzeugen, wenn man in kühlen Sommernächten nach einem warmen Tage einen Wald, ein Gebüsch oder gar nur einen hohen Rohrgrasbestand betritt. Deutlich bemerkbar wird die Temperaturerhöhung.

Ebenso wie die Vegetation von den Schwankungen der Temperatur

---

[50] Köppen, V., Die Wärmezonen der Erde. Meteorolog. Zeitschrift 1884.

[51] Vgl. besonders die Arbeiten von Bonnier über die Anpassungen der arktischen und alpinen Pflanzen und Versuche über die letzteren in Bull. Soc. bot. France XXXI (1884); Comptes rend. Paris CXI (1890); Rev. gén. Bot. VI (1894); Ann. sc. natur. 7me sér. XX (1894 u. 95).

der sie umgebenden Luft sehr abhängig ist, ist sie es auch von der Temperatur des Erdbodens. Warmer, d. h. sich schnell erwärmender Boden, wird namentlich in warmen Lagen eine ganz andere Vegetation, höhere und kräftigere Pflanzen tragen als kalter, dieselben übrigen Bedingungen vorausgesetzt. Je wärmer ein Boden ist, desto lebhafter kann die Wurzeltätigkeit sein, desto früher wird das Wachstum in den mit einem Winter versehenen Klimaten einsetzen. Krašan[52] glaubt, daß vielfach die Erdwärme, namentlich bei gut wärmeleitendem Boden eine Rolle spiele.

Starke Temperaturschwankungen im Herbste veranlassen allgemein eine Verkürzung der Vegetationszeit. Die sommerlichen Assimilationsorgane werden frühzeitig abgeworfen oder bei Frosteintritt getötet, kurz die lebhafte weitere Tätigkeit gehemmt. Die Pflanzen aus Gebieten mit langem warmem Herbste werden in denen mit schwankendem oder kühlem ihre Vegetationsperiode nicht vollenden, ihre Früchte usw. nicht ausreifen (Wein), dadurch ist auch wieder ihrer Weiterverbreitung ein Ziel gesetzt.

Die **allgemeine Abnahme** der für die Pflanzen nutzbaren Wärme kann entweder erfolgen durch Verkürzung der Vegetationszeit oder auch wie z. B. in Patagonien usw. durch stets kühl bleibende Temperatur. Beides wird ähnlich und doch wieder verschieden wirken. Ähnlich durch Abnahme der Stoffproduktion, also Verkleinerung der Pflanzen, wie die Abnahme von der Höhe der tropischen Urwaldbäume zu den nur zentimeterhohen arktischen und hochalpinen Weiden usw. Verschieden ist die Wirkung auf die Ausbildung der Blattorgane; ist die kurze Vegetationszeit durch einen langen Winter unterbrochen, so verliert die Mehrzahl der Pflanzen im Winter ihr Laub resp. ihre oberirdischen Teile, im dauernd kühlen Klima ist die größte Mehrzahl immergrün. Durch die allgemeine Abnahme der Wärme im Jahre wird der Zwergwuchs der Vegetation hervorgebracht, nicht durch starke Winterkälte allein, wenn diese durch warme Sommer unterbrochen ist; so wachsen selbst im kältesten Teile Sibiriens, am Janaflusse, wo die Kälte im Winter durchschnittlich bis auf -60^0 sinkt und der Januar eine Mitteltemperatur von ca. -50^0 hat, da das Thermometer in diesem Monat selten über -28^0 steigt, noch immer Wälder. Die

---

[52] Krašan, F., Engl. Jahrb. II (1882) u. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien XXX (1884 III). — Vgl. sonst besonders Henslow, The Orig. pl.-struct. Journ. Linn. Soc. Lond. XXX (1894). — Vöchting, Einfl. niedr. Temp. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XVI (1898). — Lidforss, Üb. Geotropismus. Pringsh. Jahrb. XXXVIII (1903); Weitere Beiträge in Lund Univ. Årssk. N. F. 2. IV (1908). — Schröter, Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904—08.

Temperaturen von Werchojansk (s. S. 208) in Sibirien stellen sich etwa so, daß bereits im Oktober das Temperaturmittel auf −18° fällt (bei mittleren Extremen in diesem Monate von −37 bis −1°), der November stellt sich dann im Mittel auf −40° (entsprechend −54 und −14°), Dezember −48° (−62 und 29°), Januar −51,5° (−64 und 31,5°), dann erfolgt langsame Temperaturzunahme: Februar −46° (−60,5 und 24°), bis Mai ist erreicht −1 (−17 und +11°) und schließlich das Maximum im Juli mit +15,6° (+5 und +30°). — Vergleicht man damit die Temperaturverhältnisse tropischer Gebiete, so ist dort im allgemeinen (näheres vgl. Hann) ein Jahresmittel von +20 bis 28° vorhanden, die Tagesschwankung beträgt öfter nur etwa 5°, oft aber 10 bis 13°. Die Unterschiede des Mittels zwischen dem kältesten und wärmsten Monate sind auch im Innern der Kontinente oft nur 1 bis 5°, selbst in der Nähe der Wendekreise ist die Schwankung innerhalb der Monatsmittel nur ca. 10 bis 13°, dabei kann die Temperatur schon ganz in der Nähe der Tropen hie und da auf −0 sinken.

Bemerkenswert ist noch das verschiedenartige Verhalten der immer- oder hier besser gesagt **wintergrünen** Blattorgane (Blätter nicht länger als 1 Jahr lebend). Oben S. 216 wurde schon betont, daß in den subtropischen Gebieten das Einsetzen der regelmäßigen Winterkälte den immergrünen (Blätter mehrjährig) Zonen und Regionen ein Ziel setzt, umgekehrt finden wir aber namentlich in arktischen Gebieten und auf dem Hochgebirge zahlreiche wintergrüne Gewächse,[53] besonders solche, deren Blätter im Winter unter dem Schnee erhalten bleiben (auch in unseren Nadelwäldern usw.!). Abgesehen davon, daß diese Blätter als Reservestoffbehälter dienen können, geben sie der Pflanze gleich die Möglichkeit, am ersten warmen Tage zu assimilieren, die Pflanze braucht nicht erst durch Neuerzeugung der diesjährigen Blätter Zeit von der so kurzen Assimilationsperiode zu verlieren.

Wirkungen des Wassers

Da alles organische Leben vom Wasser abhängt, ist seine Wichtigkeit auch für die Pflanzen klar. Ohne Wasser kein Leben. Wie bei den früher besprochenen Faktoren so gibt es auch beim Wasser für jede Pflanzenart und oft auch für jede Jahreszeit ein Optimum, resp. ein Minimum oder Maximum. Wird das Minimum, namentlich bei den feuchtigkeitsliebenden Pflanzen, in erster Linie also bei den echten Wassergewächsen überschritten, so kann in manchen Jahreszeiten,

[53] Kerner. Österr.-Ung. Pflanzenwelt in Die Öst.-Ung. Monarchie II 1. Wien 1886 Pflanzenleben usw.

besonders also in der Zeit des Hauptzuwachses eine kurze Dauer des Wassermangels den Tod der Pflanzen herbeiführen, einfach dadurch, daß durch den mangelnden Schutz gegen Verdunstung alles Wasser aus den Zellen verloren geht. Auf der anderen Seite gibt es viele Pflanzenarten, wie Moose, Flechten, manche Pilze *(Sclerotien* usw.), die Auferstehungspflanze (*Selaginella lepidophylla*, Fig. 94), die völlig lufttrocken werden können, deren Zellen also so viel Feuchtigkeit verlieren können, wie die Luft ihnen zu entziehen vermag, ohne daß sie, wie auch viele Samen, ihre Lebensfähigkeit verlieren; bei Zutritt von Wasser beginnt die Lebenstätigkeit wieder.

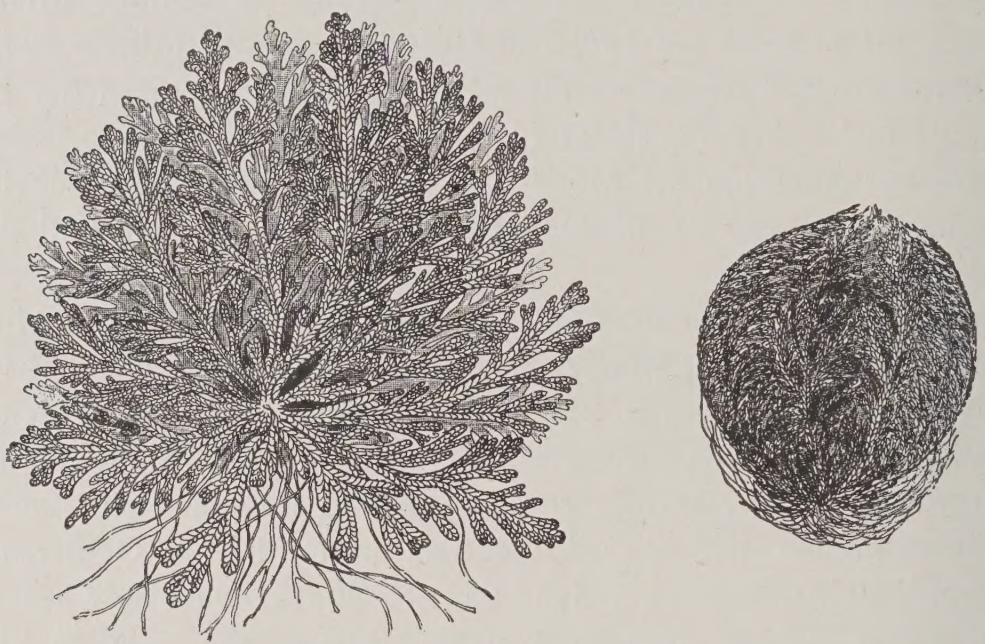


Fig. 94. Auferstehungspflanze aus Mexiko *(Selaginella lepidophylla)*, links im feuchten Zustande geöffnet, rechts trocken geschlossen. (Nach Migula.)

Je mehr eine Pflanze dem Landleben angepaßt ist, desto mehr ist sie imstande Zeiten der Trockenheit, also des Wasserverlustes, zu ertragen. Sie paßt sich diesen Trockenperioden, je stärker diese eintreten, um so mehr an und wieder je stärker diese Anpassung fortgeschritten ist, desto mehr ist meist ein Überschreiten des Wassermaximums, welches die Pflanze überhaupt oder zu bestimmten Zeiten erträgt, für das Leben gefährlich. So reicht beispielsweise schon die größere Luftfeuchtigkeit hier in Deutschland aus, um es unmöglich zu machen, manche Bewohner der Wüsten- und Steppengebiete (vgl. z. B. *Tumboa* S. 164, Fig. 75, manche Cacteen usw.) bei uns dauernd zu kultivieren, und die feuchten Sommer machen es schwierig, manche schönblühenden Knollen (Fig. 111) und Zwiebelpflanzen zu erhalten, die in ihrer Heimat in der Sommertrockenperiode eine

Ruheperiode durchmachen, in der Wachstumszeit aber oft für reichliches Wasser dankbar sind.

In der **Verteilung des Wassers** über die Erde sind naturgemäß nur weniger ausgeprägte Zonen als bei der Wärme vorhanden. Mit der Zunahme der Breite mehrt sich die als Schnee oder Eis zeitweise oder dauernd vorhandene Form des Wassers, insofern macht sich da eine verschiedene Wirkung bemerkbar, viel wichtiger ist aber die Verteilung über die Kontinente. Im allgemeinen sind die Küstengebiete auf mehr oder weniger breite Streifen feucht, nur hie und da bei konstant vom Lande her wehenden Winden sind auch diese trocken, und je weiter man in den Kontinent eindringt oder je höher eine in der Nähe der Küste liegende Gebirgskette ist, die den feuchten Seewind zum Aufsteigen und damit zum Wasserverlust zwingt, desto trockner werden die Gelände, desto geringer die Niederschläge im allgemeinen. So können mitunter auf verhältnismäßig kurze Strecken von Feuchtigkeit triefende Gegenden von den Gebieten wüstenartiger Trockenheit getrennt sein, weht aber der Seewind im wesentlichen ungehindert über Flachland, so verliert er langsam sein Wasser, die Abnahme der Regenhöhe, wie sie beispielsweise vom atlantischen Nordwest-Europa durch das norddeutsche Flachland bis zu den russischen Steppen stattfindet, ist ziemlich gleichmäßig.

Selbstverständlich ist nicht nur die absolute Regenmenge, die das ganze Jahr über fällt, sondern ihre Verteilung von größter Wichtigkeit. Es wirkt sehr verschieden, ob eine bestimmte Regenmenge über das ganze Jahr gleichmäßig verteilt ist oder ob längere oder kürzere regenarme oder regenlose Zeiträume eingeschoben sind[54] und schließlich auch in den Gebieten mit einer winterlichen Ruheperiode, wann diese Durstzeiten einzutreten pflegen, ob im Winter, im Sommer, im Frühjahr oder Herbst.[55] Die großen Steppen (Prärien) Nordamerikas stehen oft den feuchten Teilen Norddeutschlands an Regenhöhe nicht nach!

Betrachten wir zunächst die Wirkungen der **Niederschlagsabnahme** bei **gleichmäßiger** Verteilung über das Jahr. Es gibt fast in allen Zonen Gebiete, in denen es stets reichlich regnet; diese werden naturgemäß zunächst als die am meisten Stoffproduktion liefernden anzusehen sein, sofern nicht Hemmungserscheinungen infolge eines Übermaßes von Feuchtigkeit eintreten. In den Tropen werden die stets feuchten Teile

---

[54] Woeikoff, A., Die Klimate der Erde I, II, Jena 1887. — Köppen, V., Vers. Klassif. Klim. Geograph. Zeitschr. 1900.

[55] Graebner, P., Heide Nordd., Leipzig 1901. 2. Aufl. 1924. Handb. Heidekult., Leipzig 1904; Pflanzenw. Deutschl., Leipzig 1909. — Diels, L., Pflanzenwelt Westaustral., Leipzig 1906.

eine üppige Vegetation und, soweit die Bodenverhältnisse es gestatten, werden sie den hochwüchsigen Regenwald tragen. Je weiter wir uns aber von dem Äquator entfernen, desto weniger kann (die gleichen günstigen Bodenverhältnisse vorausgesetzt) die vorhandene Wassermenge zur Verarbeitung gelangen; bei der niedrigeren Temperatur können nur geringere Quanten des vom Boden dargebotenen, im Wasser gelösten Nährmaterials zur Verwendung kommen. Es wird in warmen Zeiten zwar ein starker Verbrauch stattfinden, der in kühlen aber sehr zurücktritt. Weiter wird in kühlen Klimaten die Verwesung toter Pflanzenteile langsamer vor sich gehen, wenn dauernd oder auch nur in einem großen Teile des Jahres starke Feuchtigkeit vorherrscht. Wir werden unten bei der Boden- und Formationsbildung, namentlich der Heiden usw., auf diesen Faktor weiter zurückkommen müssen.

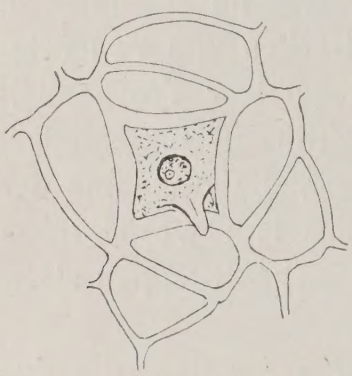


Fig. 95.
Hydatode von *Gonocaryum*.
(Nach Schimper.)

Ist der Boden luftreich, so daß lebhafteste Wurzeltätigkeit herrscht, so finden wir selbst in den kühleren gemäßigten Zonen den Fall, daß in warmen Zeiten mehr Wasser aufgesogen wird, als die Planze verarbeiten und verdunsten kann, daß sie gezwungen ist, wie es viele Pflanzen der Tropen tun, den Überschuß in tropfbar flüssiger Form aus Wasserporen der Blätter (Hydatoden) usw.[56] (Fig. 95) auszuscheiden. Bei manchen Bäumen in den Tropen geschieht dieses Ausscheiden so energisch, daß das Wasser morgens gleich einem Sprühregen von den Bäumen fällt. Bei *Gonocaryum piriforme* befinden sich durchschnittlich auf den Blättern oberseits 55, unterseits 58 Hydatoden auf den qmm.

Sind die physikalischen Verhältnisse des Bodens aber nicht günstig, so kann oft nicht genügend Wasser aufgenommen werden, selbst, wenn die im Boden vorhandene Menge ausreicht oder gar im Überschuß vorhanden ist. Wenn die Lähmung der Wurzeltätigkeit der Grund ist für die zu langsame Wasserzufuhr und Erneuerung, dann tritt die **physiologische Trockenheit** Schimpers ein. Sie kann veranlaßt werden durch zu starke Konzentration löslicher Salze (Salzstellen, Meeresufer usw.), durch Ansammlung von Humussäuren und anderen Stoffen, durch die die Diffusionstätigkeit der Saugwurzeln herabgesetzt wird, außerdem aber durch niedrige Temperatur des Bodens, in dem die Tätigkeit der Wurzeln gleichfalls gehemmt wird.

[56] Haberlandt, G., Über wassersec. u. absorb. Org. Sitzb. Acad. Wiss., Wien CIV. 1. (1895).

Letzterer Faktor spielt natürlich nur in den kühleren Gebieten und in den Übergangsjahreszeiten in den gemäßigten Zonen auf „kalten" Formationen (Mooren usw.) eine Rolle. Die Pflanzen verhalten sich dort so, als ob überhaupt zu wenig Feuchtigkeit im Boden vorhanden wäre. — Das Gleichgewicht zwischen Wasserzufuhr und Wasserverbrauch kann auch gestört werden durch außergewöhnlich trockene Luft, sehr starke Luftbewegungen, sehr intensives Licht usw.; auch durch verdünnte Luft, also auch durch Sinken des Barometerstandes, wird wegen der Beschleunigung der Diffusion des Wasserdampfes die Verdunstung beschleunigt. Da die Leitungsbahnen jeder Pflanze auf eine bestimmte Wasserförderung eingerichtet sind, kann jede höhere Inanspruchnahme ein Welken zur Folge haben. Alle Pflanzen, die physiologische Trockenheit ertragen können, müssen xerophytisch gebaut sein.

Dadurch, daß durch wirklichen Wassermangel in Luft und Boden dieselben Wirkungen auf den Bau der Pflanzen hervorgebracht werden, wie durch erschwerte Wasseraufnahme durch die Wurzeln, erklärt es sich, daß (besonders in den Tropen) eine Anzahl xerophytisch gebauter Pflanzenarten an sehr verschiedenen Standorten wächst. So beobachtete Schimper u. a., daß *Vaccinium polyanthum (Agapetes rosea), Rhododendron Javanicum* und *Rh. retusum* sowohl im Urwalde als Epiphyten auf Bäumen wuchsen, dann auch auf dem Boden in der baumlosen alpinen Region und schließlich in den Solfataren; *Ficus diversifolia* sah er epiphytisch, als Bodenstrauch in den Solfataren und auf heißem salzigen Sandstrande.

Groom[57] geht ausführlich auf die Gründe des xerophischen Baues der Koniferen und ihre Anpassungen an wirkliche und physiologische Trockenheit ein. Die Holztracheiden sind eine zweckmäßige Einrichtung für die immergrünen Xerophyten, sie treten ähnlich auch bei Dikotylen *(Quercus, Trochodendron, Drymis)* auf. Er weist auch darauf hin, daß die meisten Konifernen Angriffe und Verletzungen schwerer überstehen als die meisten Dikotyledonen. Beiläufig sei bemerkt, daß der ganze Vorgang der Verholzung in seinen Ursachen und Wirkungen vielfach strittig war; neuerdings hat Porsch[58] wahrscheinlich gemacht, daß die Verholzung im wesentlichen dahin wirkt, daß der Zeitpunkt, bei dem der Wasserverlust auf die Pflanzen tödlich wirkt, wesentlich hinausgezögert wird.

Die Ähnlichkeit der durch wirkliche und physiologische Trockenheit

---

[57] Groom, Percy Remarks Oecol. Conif. Ann. of Bot. XXIV (1910).

[58] Porsch, S., Zur physiologischen Bedeutung der Verholzung. Ber. Dt. Botan. Ges. XLIV. (1926) S. 137 ff.

hervorgebrachten Vegetationsbedingungen macht sich auch im inneren Bau der betr. Pflanzen dadurch bemerkbar, daß neben den Einrichtungen für Verdunstungsschutz sich auch Wasserspeichergewebe ausbilden. Von unseren Salzstellen ist uns bekannt, daß eine große Anzahl dort wachsender, auch in anderen Formationen häufiger Arten, auf dem Salzboden viel dickere fleischige Blätter ausbildet, die meist dadurch zustande kommen, daß zwischen das Pallisaden- und das Schwammparenchym sich das parenchymatische Wassergewebe einschaltet, resp. stärker ausbildet. In ähnlicher Weise finden wir bei manchen Pflanzen (z. B. vielen Bromeliaceen, Rhizophoraceen usw.) solch Gewebe zwischen der Epidermis und dem grünen Gewebe (Perichylem), auch im grünen Gewebe (Endochylem), so bei Kakteen, Euphorbien usw.; xerophytische Orchideen haben öfter Wasserscheiden im grünen Gewebe.[59] Seltener sind nur einzelne Zellen (Haare usw.) wasserspeichernd (*Mesembrianthemum crystallinum;* Volkens). Bei einer Reihe tropischer Gewächse bildet sich in den alten Blättern das Wasserspeichergewebe aus, oder verstärkt sich doch wesentlich (*Peperomia,* mehrere Mangrove-Gehölze, Gesneraceen usw.), diese alten dicken Blätter versorgen die jungen lebhaft assimilierenden Blätter so lange mit Wasser, bis sie selbst erschöpft sind.[59] Eine biologisch ganz ähnliche Anpassung stellen manche Stengelknollen (so die der Orchideen) dar, die sich bei der Neubildung der nächsten Generation erschöpfen. — Auch manche Bäume sammeln Wasser, so der Baobab *(Adansonia), Cavanillesia* usw.

Je mehr die Regenmenge unter denselben Temperaturverhältnissen abnimmt, desto niedriger werden die Pflanzen. Schon dieselbe Pflanzenart kann bei reichlicher Wasserzufuhr die mehrfache Größe annehmen, als bei geringer Feuchtigkeit, Bäume können in trocknen Lagen strauchartig werden. Durch die Lieder Alexander Petöfis ist z. B. der „Kleinpappelwald", ein Bestand übermannshoher Pappelgebüsche, bekannt geworden, die für manche Strecken der ungarischen Steppe charakteristisch ist und aus der gewöhnlichen, bei uns baumartigen Schwarzpappel gebildet wird. Die den trockneren Gebietsteilen eigenen Pflanzenarten werden gegenüber denen feuchter Gelände im Wuchse erheblich zurückbleiben, eine geringere Stoffproduktion während des Jahres besitzen. An dauernd sehr trocknen Orten wird Zwergwuchs eintreten, nur kleinbleibende Gewächse erhalten dort für den Jahreskreislauf, Laub-, Blüten- und Früchteerzeugung, genügendes Wasser.[60] In ihrem inneren Bau sind die Pflanzen trockener Lagen von

---

[59] Schimper, A. S. W., Epiphyt. Veget. Amer. Bot. Mitt. Trop. II.

[60] Vgl. Kraus, Gr. Üb. Nanismus. Verh. Phys.-med. Ges. Würzb. Nr. 4. XXXVIII (1906).

denen feuchter wesentlich verschieden, sie sind derber und härter, die mechanischen Elemente sind stärker ausgebildet, die Holzteile usw. sind mächtiger. Auch hierin verhalten sich sowohl feucht- und trockenwachsende Exemplare einer Pflanzenart und die Charakterarten trockner und feuchter Orte ähnlich, so werden unsere Gemüse hart, wenn sie zu trocken stehen. — Die Pflanzenarten feuchter Gebiete haben das Bestreben, möglichst viel Wasser zu verdunsten, ihre Spaltöffnungen sind deshalb, wie auch die Atemhöhlen und die luftführenden Zwischenzellräume, groß, um den Gasaustausch zu beschleunigen; die trockner Standorte haben in Höhlungen eingesenkte kleine Spaltöffnungen und enge Zwischenzellräume. Durch die Einsenkung der Spaltöffnungen in die Oberhaut oder ihre Bedeckung mit dichtem Haarfilz usw. schafft sich die Pflanze windstille, mit der der Außenluft gegenüber etwas feuchteren Luft gefüllte Räume, um den Gasaustausch zu verlangsamen. Außerdem sind natürlich alle Pflanzenteile möglichst mit schlecht wasserdurchlässigen Stoffen, dicker lederartiger Oberhaut, Korklagen, Wachsausscheidungen oder aber Filzhaaren usw. überzogen. Dabei nehmen oft eher als die Größe der ganzen Pflanze die Blätter an Größe ab, in den ausgeprägtesten Fällen, wie bei den Kakteen usw., verkümmern sie fast ganz.

Wie wir es bei der Wärme usw. sahen, gibt es auch der Wasserzufuhr gegenüber **plastische** und **nichtplastische** (vgl. auch S. 209 ff.) **Arten;** zu den letzteren gehören die oben S. 97 erwähnten, die öfter schon bei geringer Änderung der ihnen zusagenden Feuchtigkeitsmenge absterben. Andere Arten wieder, die sich plastisch erweisen, können sowohl an nassen Orten als an trocknen, in feuchter wie in trockner Luft wachsen. Naß und trocken vermögen z. B. auf Heidegelände eine Anzahl Heidepflanzen (Heidekraut, Wacholder usw.) zu wachsen, ganz indifferent scheint *Carex hirta* zu sein.[61] Bei Versuchen, trockene Standorte bewohnende Pflanzen in feuchter Luft usw. zu kultivieren (Wiesner, Voechting usw.), zeigte sich, daß sie dabei ihren xerophytischen Charakter verloren; so verlor *Ulex* seine Dornen und behielt die Blätter.[62] — Bekannt ist die Einwirkung der Feuchtigkeit auf die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane; Wiesner erhielt beim Hirtentäschel *(Capsella)* in feuchter Luft kümmerliche Blüten, bei *Taraxacum* gar keine. Je trockner eine Pflanze verhältnismäßig steht, desto mehr neigt sie zur Blüten- und Fruchtentwicklung; über den Blütendrang vgl. namentlich Sorauer (Handb. d. Pflzkrankh. I.

[61] Vgl. auch Graebner, P., im Engl. Jahrb. XX (1895) t. IX, X u. Juncac. in Kirchn. Loew. Schröt. Lebensgesch. I. 3.

[62] Lothelier, A., Rev. gén. Bot. V (1893).

5. Aufl.). In den Tropen ist vielfach die Beobachtung gemacht worden, daß bei wechselnden Feuchtigkeitsperioden die größte Mehrzahl der Blüten sich um die Trockenzeiten herum entwickelt.[63] Auch viele Sumpf- und Wasserpflanzen (*Pilularia* usw.) bringen nur Früchte (resp. Sporen), wenn sie zur rechten Zeit an die Luft oder gar aufs Trockene (mediterrane *Isoëtes* usw.) gelangen, bei dauernder Feuchtigkeit vermehren sie sich nur (meist aber ausgiebig) vegetativ. Über die Wirkung der Luftarmut usw. in ganz nassen Ländern vgl. bei Bodenarten und Wasser. — Daß Samen oder Früchte vielfach mit Schwimmorganen versehen, lange Zeit im Wasser liegen und schwimmen, dann wieder trocken liegen können, ist bekannt; an tropischen Küsten ist öfter der ganze Strand mit teils unversehrten, teils stark abgeriebenen Samen und Früchten bedeckt (vgl. Schimper, S. 33).

Über die Wirkung eines trockenen Sommers auf Nadelhölzer (Kiefer, Fichte usw.), kurze Nadeln, im folgenden (günstigen) Sommer schwächliche Triebe aber kräftige Nadeln (vgl. Fig. 96).

Viel einschneidender als eine allmähliche und über das ganze Jahr gleichmäßig sich verteilende Abnahme der Feuchtigkeit wirken eine oder mehrere alljährlich **regelmäßig wiederkehrende Trockenperioden.** Die Pflanze muß in ihren ganzen Bauverhältnissen und Anpassungseinrichtungen für die durchschnittlich trockenste Zeit eingerichtet sein, wenn sie die betr. Periode überstehen will. Sie muß deutlich an Trockenheit angepaßt sein, selbst, wenn die Trockenperiode kurz, das ganze übrige Jahr feucht ist. Schon in den Tropen macht sich die Einwirkung einer durch Trockenheit erzwungenen Ruheperiode sehr bemerkbar. Besonders auffällig ist die zeitweise Oberflächenverkleinerung durch Abwerfen des Laubes während der Trockenperiode, also ganz ähnliche Einrichtungen, wie sie die regelmäßige Temperaturerniedrigung (s. S. 209, 216) hervorbringt. Die a. a. O. erwähnten schlechten Wärmeleiter sind auch schlechte Feuchtigkeitsleiter, setzen also die Verdunstung stark herab (Schimper u. a.).

Ist die Trockenperiode nicht zu stark, so ist noch Wald- oder doch wenigstens Baumbildung im lockeren Stande möglich, bei stärkerer Zunahme muß aber die Oberflächenverkleinerung noch weiter gehen, auch die Zweige müssen verschwinden. An den letzten Grenzen des Baum- oder Gehölzwuchses, gegen baumlose Steppengebiete hin, beobachtet man häufig, daß mehr oder weniger regelmäßig in sehr trockenen Jahren ein gewisser Teil des Holzes zurücktrocknet, bis schließlich alles abstirbt. Bei uns, an den sonnigen trocknen Hängen

[63] Vgl. z. B. Schimper. — Trimen, Remarks orig. Fl. Ceylon R. Asiat. Soc. IX. (1885).

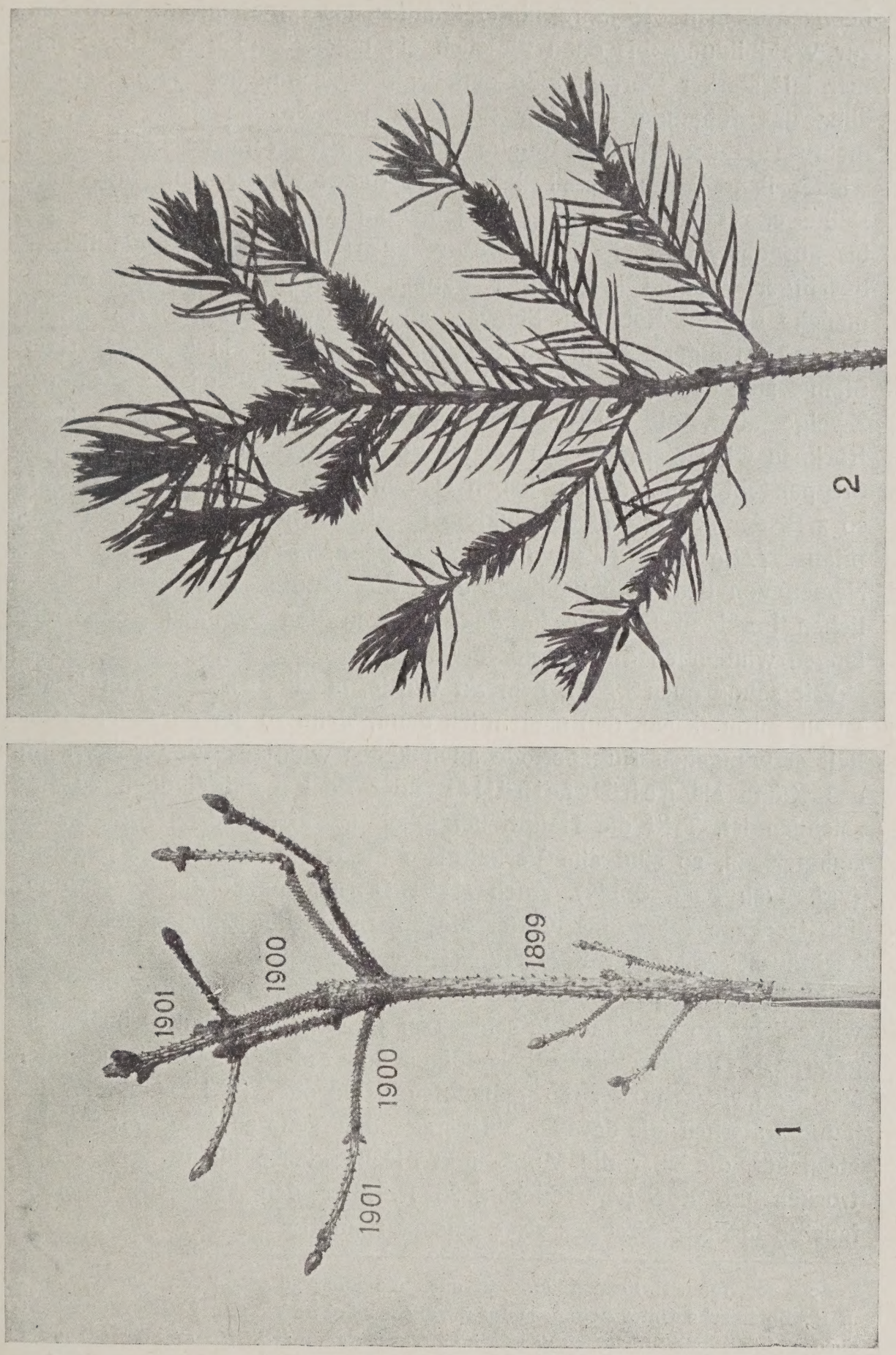


Fig. 96. Wirkungen eines ungünstigen (trocknen) Sommers (1901) auf den Zuwachs der Fichte. (Nach Thomas.)

beobachtet man oft Jahre hintereinander das ungehinderte Bestreben zur Waldbildung, bis dann plötzlich ein ungewöhnlich trockner Sommer mit starker Dürreperiode eintritt; öfter schon der Herbst, sicher aber das folgende Frühjahr zeigt dann zahlreiche dürre Äste, ja mehrere Jahrzehnte alte Bäume sind oft ganz tot, die Fläche wird wieder lichter, der Einfall der Sonne findet wieder voll statt. Eine Reihe von Gehölzen erträgt es jahrzehntelang fast alljährlich stark, bis auf das ältere Holz, zurückzutrocknen; der Erfolg ist ein lichter buschiger Bestand krüppeliger Bäume. Erwähnt seien als solche manche Eichen, Robinien, Schwarzpappeln usw. Es bildet sich durch das regelmäßigere Zurücktrocknen also schließlich ein alter knorriger Stamm aus, der durch seine dicke Borke gut geschützt ist, alle jungen Zweige aber, die im feuchten Frühjahr daraus entsprossen sind, trocknen wieder zurück. Eine Reihe von Pflanzenarten, die nur solche Steppengebiete bewohnen, haben sich in ihrer Tracht dem angepaßt, so z. B. der auf Fig. 74 abgebildete Igelstamm, dann die Schildkrötenpflanze *(Dioscorea [Testudinaria] elephantipes* [Fig. 76]*)*, die ihren Namen von dem halbkugeligen, einer Schildkrötenschale nicht unähnlichen borkigen Stamme hat, aus dem in den feuchten Zeiten die langen windenden Stengel hervorwachsen.

Wie schon oben S. 84 ff. bemerkt wurde, macht Schimper mit Recht darauf aufmerksam, daß namentlich dann, wenn zu der durch Trockenheit erzwungenen Ruheperiode auch kaltes windiges Wetter herrscht, das Klima als gehölzfeindlich oder doch baumfeindlich zu bezeichnen ist. Tritt die Hauptfeuchtigkeit im Frühjahr oder im Frühsommer ein, so sind alle Verhältnisse für das **Grasflurklima** gegeben (vgl. auch oben S. 149). Auch Kihlmann[64] macht die Bemerkung, daß trockene Winde im Winter die polaren Gehölzgruppen sehr stark beeinflussen oder gar hervorrufen; der Baumwuchs verschwindet allmählich, die letzten Bäume werden wipfeldürr, sie verkrüppeln durch winterliche Austrocknung in schlechten Jahren (ganz ähnlich im Hochgebirge!). Die Höhe der regelmäßigen Schneedecke markiert sich hier sehr gut, jenseits der so gebildeten Waldzone, ja im Gebiete der Tundra sterben alle darüber hinausragenden Teile ab (Fig. 97); Zwergsträucher, die über die Moos- und Flechtendecke hinausragen,[64] sind trocken und tot (vgl. auch S. 209 ff. über den Kältetod). Winterfeuchte Gebiete erzeugen stets eine Hartlaubflora.

---

[64] Acta Soc. faun. fl. Fenn. 1890. Vgl. auch die wichtige Arbeit von Fries, Thore u. E., Botanische Untersuchungen im nördlichen Schweden. Ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark. Vetenskapliga och prakt. Undersökningar i Lappland. Uppsala u. Stockholm 1913, mit zahlreichen Abbildungen.

Eine andere Einrichtung, die oberirdische Teile befähigt, starke Trockenperioden zu überdauern, ist weit verbreitet, nämlich die Anlage von Wasserspeichergeweben in den Blättern oder Stengeln, also die Sukkulenz. In den verschiedensten Familien, die keinerlei nähere verwandtschaftliche Beziehungen zueinander besitzen, finden wir die Einrichtungen wieder; es ist daraus zu schließen, daß es sich um eine sehr zweckmäßige Anpassung handelt. Ganz ähnlich gestaltet sind die Amaryllidaceengattung *Agave* und die Liliacee *Aloë* mit den großen fleischigen Blättern, wie sie ähnlich auch bei den Crassulaceen, den Aizoaceen usw. vorhanden sind. Fleischige wasserspeichernde Stämme unter gleichzeitiger Verkümmerung der Blätter zeigt die sogenannte Kakteenform (s. S. 4, 78), neben den Kaktaceen (Taf. 18) selbst haben wir kaktusähnliche Euphorbien, also Wolfsmilchgewächse, Geraniengewächse,

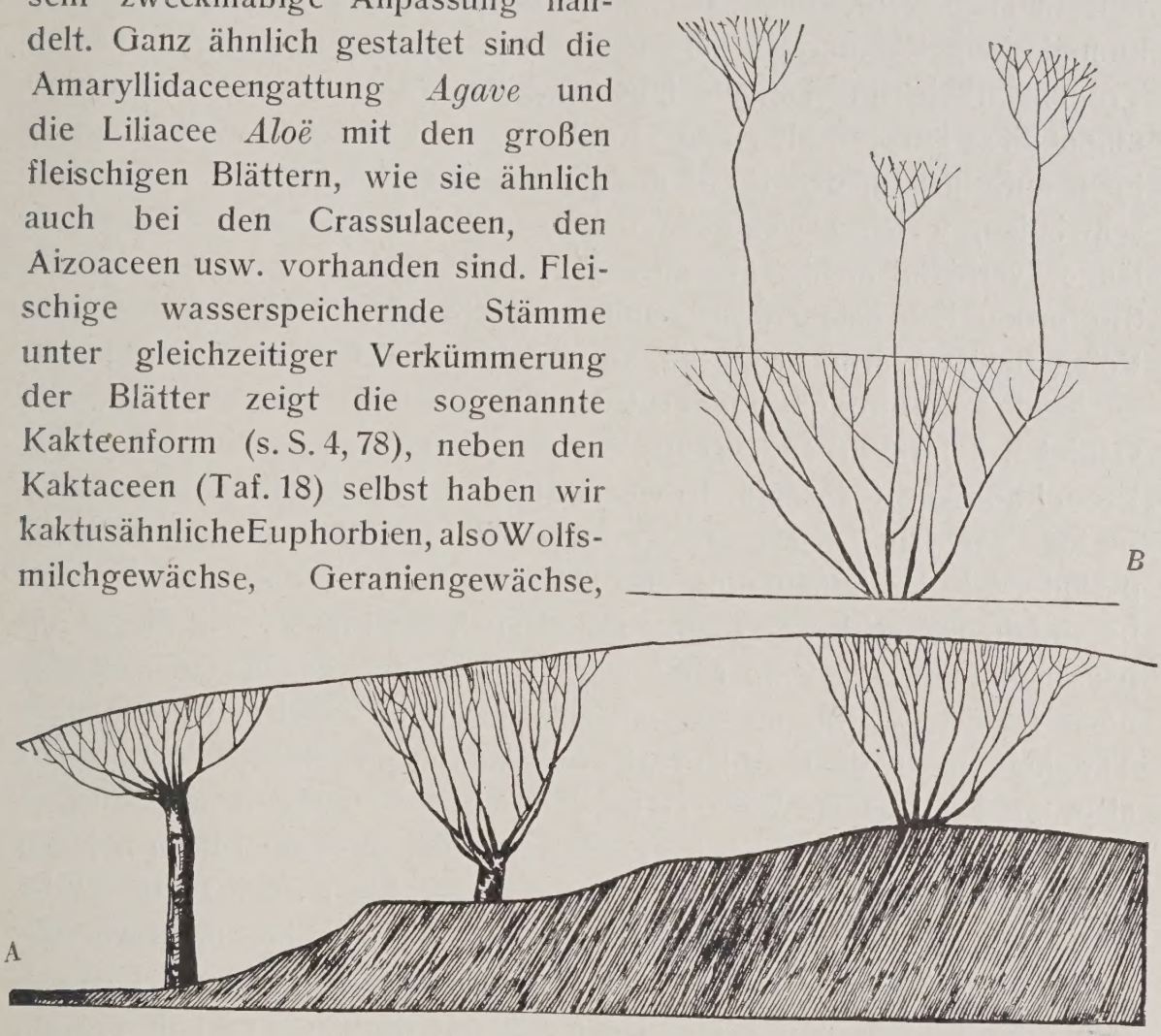


Fig. 97. Tischbirken; Zusammenhang zwischen Wuchsform und Schneedecke, Bäume an der polaren Baumgrenze: *A* über der Schneedecke absterbend. *B* sich über der Schneedecke büschelförmig verzweigend. Die Linien bezeichnen die Schneehöhe im Winde. (Nach Fries.)

die Stapelien usw. (vgl. auch Taf. 7). — In den Trockenzeiten, besonders, wenn diese lange dauern, schrumpfen die sukkulenten Teile oder die ganzen Pflanzen oft stark ein, um beim nächsten Regenfall sich wieder voll Wasser zu saugen.

Krautgewächse, die keinen holzigen Stamm zu erzeugen vermögen, zeigen oft die Anpassung, daß sie alle oberirdischen Teile regelmäßig verlieren. Erhalten bleibt dann bei den ausdauernden die unterirdische

Grundachse, die sehr häufig knollig oder zwiebelartig wird, um als Wasserspeicherapparat, durch die Erde und wasserundurchlässige Häute geschützt, die Trockenperiode zu überdauern und für die Neuerzeugung von Blättern usw. dann Wasser und plastisches Material zu besitzen (S. 165). Diese Zwiebel- und Knollengewächse (vgl. auch S. 166 ff.) resp. die mit derben Grundachsen finden wir gleichfalls in allen Trockengebieten ausgebildet und sie erweisen sich den klimatischen Eigenarten gegenüber sehr anpassungsfähig. In den Tropen entwickeln sich aus ihnen bei Beginn einer Regenzeit oft in unglaublich kurzer Zeit riesige Kräuter; selbst Gräser usw. können so hoch aufschießen, daß Pferd und Reiter in einem Gelände völlig verschwinden, welches wenige Wochen vorher kahl und dürr war. Je länger verhältnismäßig die gute Zeit dauert, desto größer kann die Stoffproduktion sein (Riesenstauden vgl. S. 155). — Nimmt nach den Polen zu die Wärmemenge ab, so vermindert sich mit ihr naturgemäß auch die Stoffproduktion. Trotzdem ist auch in den subtropischen Gebieten beim Vorhandensein einer längeren Feuchtigkeitsperiode die Produktion recht ansehnlich, wenn die Trockenzeit die einzige Ruheperiode im Jahre ist. Setzt nun aber als zweite erzwungene Ruheperiode, mit der Annäherung an die Pole der Winter, mit seinen obenbeschriebenen Wirkungen ein, so muß auch die Pflanze sich diesen anpassen. Ist die Trockenperiode stark ausgebildet, dagegen der Winter noch leidlich warm, so beginnen die Knollen, Zwiebeln usw. ihre Tätigkeit nach dem Ablauf der sommerlichen Ruheperiode, meist also im Spätsommer oder Herbst, durch Erzeugung neuer Wurzeln und oft auch Blätter, die jetzt den milden Winter überdauern, jeden warmen Tag zur Arbeit benutzen und im Frühjahr beginnt die Blütezeit. Vielfach, besonders natürlich bei strengeren Wintern, beschränkt sich die Herbsttätigkeit auf das Entstehen neuer Wurzeln und Kräftigung der Blüten- und Blattanlagen für das nächste Frühjahr (so bei den meisten unserer Blumenzwiebeln). Blühen und Fruchten geschieht dann mit der Blattproduktion gleichzeitig und bei Beginn der Sommertrocknis ist alles oberirdische Leben in der Pflanze bereits wieder erloschen. Nicht selten findet aber das Blühen (vgl. Herbstzeitlose, einige *Crocus*, *Scilla*, gewisse Alpenveilchen usw.) bereits im Herbste statt, die Erzeugung der Blätter und die Fruchtreife fällt dann in das Frühjahr. Es bedeutet dies eine sehr zweckmäßige Ausnutzung der beiden Wachstumsperioden.

Eine weitere wichtige Ausnutzung der Trockenperiode ist die Ausbildung der einjährigen Pflanzen, wie sie bei uns in den dauernd mäßig feuchten Sommern durch die Unterbrechung durch den Winter

ebenso zustande kommt. Dadurch, daß die Pflanze bei Beginn der ungünstigen Periode abstirbt und nur ihre durch derbe Häute geschützten Samen zurückläßt, wird der Art die Erhaltung in den zeitweise sehr trocknen Gebieten ermöglicht. Die einjährigen Steppenpflanzen haben vielfach die Eigentümlichkeit, daß sie in der trocknen Zeit ihre Samen in die abgestorbenen Reste fest einschließen, um sie vor unnötigem Wasserverlust zu schützen, daß die Reste zu feuchter Zeit spreizen und die Samen entlassen (s. Rose von Jericho, Aschersons Hygrochasie [Fig. 70]). Die Lebenszeit der einjährigen Arten ist nun wieder ebenso wie die Erhaltung der oberirdischen Teile bei den ausdauernden sehr von den übrigen klimatischen Faktoren abhängig. In den Tropen kann die Lebensdauer zwischen zwei Trockenzeiten sehr lang sein, in den kühleren Klimaten wird sie durch den Winter unterbrochen. Selbst in den Wüsten, wo nur kurze Zeit spärliche Regen fallen, genügt das, um niedrige einjährige Kräuter ihren Lebenslauf vollenden zu lassen (S. 159), nur einige Blätter und einige Blüten werden erzeugt, dann folgt Samenreife und Absterben. Auf trocknen Geländen der gemäßigten Klimate mit einem Winter hat sich oft die eigentümliche Form der einjährig überwinternden Kräuter ausgebildet. Im Spätsommer keimen die Samen und die Pflanze entwickelt bis zum Winter eine Blattrosette, die die kalte Jahreszeit überdauert. Bei Eintritt der Frühjahrswärme beginnt dann das Blühen und mit Beginn der Sommertrockenheit ist die Samenreife vollendet, das Gebilde stirbt ab. Auf unsern Sandfeldern kann man viele solche Pflanzen beobachten, *Stenophragma Thalianum*, einige Ehrenpreisarten, Frühlingsspergel usw.). Beachtenswert ist, daß die Möglichkeit nur im Herbst und Frühjahr zu wachsen, diese Pflanzenarten veranlaßt hat, zum großen Teil Bewohner der Wintergetreideäcker zu werden, die ja durch den Pflug zu einer ähnlichen Ausnützung der Vegetationszeiten gezwungen werden.

Wir haben bei der Besprechung der Wirkung der Trockenperioden angenommen, daß die Regenlosigkeit in den Sommer fällt, wie es tatsächlich am häufigsten der Fall ist. Sie kann sich indessen auch verschieben und sich mehr oder weniger im Frühjahr oder Herbst den kühleren Zeiten nähern (Grasflurklima vgl. oben S. 149). Danach werden auch die Lebensäußerungen sich entsprechend verschieben.

Für den Pflanzenwuchs ist es nicht gleichgültig, in welcher Form ihm Wasser geboten wird. Wir haben der bisherigen Betrachtung das auf irgendeine Weise in den Boden gelangte Wasser zugrunde

gelegt. Das Wasser kann in der verschiedensten Weise, als Regen, Schnee, Nebel, Tau usw. auf die Pflanze wirken. Die Regen können als Landregen wirksam werden oder als Platzregen niederfallen. Für die Vegetation wird die erstere Form im allgemeinen die wichtigere sein; das Wasser dringt allmählich in den Boden. Platzregen wirken plötzlich; das abfließende Wasser verletzt die Bodenoberfläche und zarte Blätter können zerschlagen werden. Um das letztere zu verhüten, hängen vielfach, besonders in den Tropen, die jungen Blätter schlaff an den Zweigen oder die jungen Zweige mit ihnen. Bei uns können wir dies z. B. an den Buchen, den Roßkastanien, den Fichten usw. bemerken. Nach Wiesner[65] war das Gewicht des größten beobachteten Regentropfens 16 g (des künstlich hergestellten bis 62 g); die Fallgeschwindigkeit derselben ist verhältnismäßig gering und durch die Größe des Luftwiderstandes ziemlich konstant. Wiesner schätzt die kinetische Energie eines fallenden Tropfens auf nur etwa 0,0004 kg. Bei hängenden jungen zarten Blättern wird die Gewalt auch zahlreicher Tropfen zugleich auf ein Minimum reduziert; je freier das Blatt beweglich ist, desto elastischer kann es seitlich schnellen.

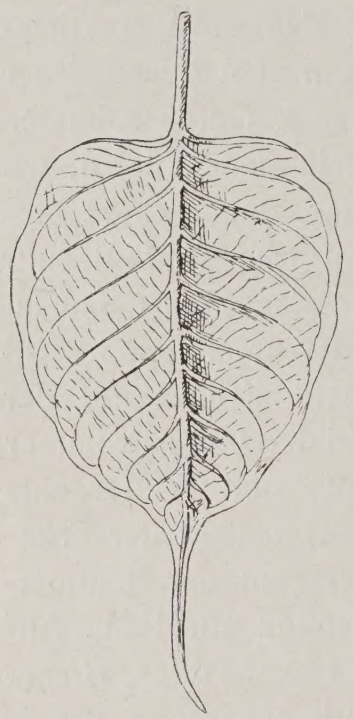


Fig. 98. Blatt mit typischer Träufelspitze. (Nach Schimper.)

In regenreichen Gebieten sieht man vielfach Einrichtungen zur Ableitung von Regen, um die Blätter möglichst schnell wieder trocken zu machen und dadurch die Transpiration zu befördern. So sind vielfach die Blattspitzen lang als Träufelspitze (Fig. 98) vorgezogen, oder die ganze Haltung der Äste sorgt für Ableitung, wie es unsere Fichten z. B. erkennen lassen. Auch unbenetzbare Blätter (Volkens) mit Samthaaren oder Wachsausscheidungen wirken ebenso, dann auch Haarleisten, wie sie bei uns nur an kleinen Kräutern (Vogelmiere *Stellaria media*, Ehrenpreis *Veronica chamaedrys)* vorhanden sind, werden als Wasserableiter gedeutet.[66]

Wieder andere Pflanzen haben vertiefte Nerven und rinnige Blattstiele, die der Wasserableitung dienen können,[67] selbst bei uns ist

---

[65] Beitr. Kenntn. trop. Reg. in Sitzb. Akad. Wiss. Wien, CIV (1895).

[66] Vgl. Lindström, Anpass. Regen u. Tau. Act. Soc. Upsal. 3 ser. XII (1884).

[67] Jungner, Anpass. Pflz. regenreich. Bot. Centralb. XLVII (1891). — Stahl, Regenfall u. Blattgestalt Ann. Jard. Buitenz. XI. (1893).

eine Anzahl solcher zu finden, so der Hopfen, *Aruncus silvester*, der weiße Bienensaug usw. Alle diese Einrichtungen haben den Erfolg, daß das Regenwasser möglichst schnell von den Blättern abfließt, dadurch die Spaltöffnungen frei werden und eventuell angeflogene Pilzsporen usw. abgewaschen werden. Viele von diesen sind gegen dauernde Benetzung recht empfindlich, wie man bei kultivierten Pflanzen trocknerer Gebiete bei uns beobachten kann; sie verlieren bald die Blätter, bekommen leicht Faulflecke usw. Wiesner[68] nennt diese regenfeindlichen Arten ombrophob, diejenigen aber, die lange Regenperioden lieben, ombrophil.

Fig. 99. Schneedruck an Fichten. (H. Teuscher phot.)

Schnee wirkt neben dem Schutz, den er dem Boden durch Regulieren der Temperaturschwankungen und Herabsetzung der Verdunstung gewährt, insofern gestaltend, als er durch die Belastung imstande sein kann, namentlich die immergrünen Nadelhölzer umzubiegen (Fig. 99) oder zu zerbrechen. In schneereichen Gebieten ist das häufig. Im Gebirge usw. werden die Gehölze, die schon in ihrer Wuchsform den Verhältnissen angepaßt sind, stets niedergedrückt, und richten sich jeden Sommer mit den Spitzen wieder auf (Knieholzform).

Die Taubildung spielt in manchen Vegetationsformationen eine große Rolle. In den gemäßigten Klimaten wird der Tau besonders von den Sphagnen, den Torfmoosen aufgenommen, die Hochmoore sind in ihrer Entwicklung von ihm sehr abhängig. In den trocknen Zeiten er-

[68] Wiesner, in Sitzb. Akad. Wien CII (1893); CIII (1894); Unters. mech. Wirk. Reg. Ann. Jard. Buitenz. XIV (1897).

laubt die nächtliche Taubildung den Pflanzen vielfach, dadurch, daß durch sie die Verdunstung auf ein Minimum herabgesetzt ist, das während des Tages zu viel verdunstete Wasser aus dem nur wenig feuchten Boden zu ersetzen, sie werden wieder straff, turgeszent. Ohne den Tau des Nachts würden wohl selbst bei uns an trocknen sonnigen Hügeln viele Flächen im Sommer fast vegetationslos sein. Je trockner das Gebiet ist, desto intensiver die Wirkung des Taus, so z. B. in den echten Steppen- und Wüstengebieten. Dort gibt es z. B. Pflanzen, die an der Oberfläche ihrer Zweige usw. Salze ausscheiden.[69] Durch den Tau zerfließen diese und umgeben den Zweig mit Feuchtigkeit. Selbstredend saugt der Zweig das Salzwasser nicht auf, sondern die Wirkung besteht darin, daß bis zur völligen Austrocknung des Salzes am Tage der Zweig gegen Verdunstung geschützt ist. — Taubildungen werden natürlich von denjenigen oberirdischen Organen (Haaren, schwammigen Geweben usw.), die imstande sind, Wasser aufzusaugen (sie sind nicht häufig, die meisten Pflanzen nehmen durch die Blätter kein Wasser auf, oder doch nur im Notfalle),[70] sofort festgehalten, ebenso, wie Regen von diesen selben Organen plötzlich aufgesaugt wird. — Weitere Formen der Feuchtigkeit, die direkt und indirekt auf die Pflanzen wirken, sind die Nebel und die stets mit ihnen Hand in Hand gehende Luftfeuchtigkeit. Nebel wirken da, wo sie oft und lange wirken, wie in einigen dem Seeklima sehr ausgesetzten Gegenden (in Europa z. B. dem westlichsten Norwegen), wie eine Schattendecke, alle Wirkungen des matten Lichtes (s. S. 202) werden neben denen der Feuchtigkeit sichtbar. Diese Gebiete sind meist arm an Pflanzenarten.

Die **Luftfeuchtigkeit** leitet direkt zum nächsten Kapitel über, ihre Wirkungen sind nicht immer von denen der Winde zu scheiden. Sie wirkt deshalb so energisch auf die Pflanzen ein, weil Schwankungen in der Luftfeuchtigkeit naturgemäß den Gasaustausch stark beeinflussen müssen. Die Luft ist bei einem bestimmten Temperaturgrade stets nur imstande, eine bestimmte Menge Wasserdampf aufzunehmen, dann ist sie gesättigt. Je wärmer sie ist, desto mehr Wasser kann sie bis zur Sättigung aufnehmen, je kälter sie ist, desto weniger; also durch Er-

---

[69] Volkens, Flora der Äg.-arab. Wüste, Berlin 1887. — Marloth, Zur Bed. salzabsch. Drüsen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. V (1887); Das südöstl. Kalah.-G. Bot. Engl. Jahrb. VIII (1887). — Massart, Voy. bot. Bull. Soc. Bot. Belg. XXXVII (1898).

[70] Detmer, Beitr. Biol. Wurzeldr. in Payers Samml. phys. VIII (1877). — Wille, Krit. Studien. Cohns Beitr. IV (1887). — Kny, Aufn. tropfb. flüss. Wass. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XIII (1895). — Burgerstein, Transspirat. Pfl., Jena 1904.

wärmung kann eine feuchte Luft trocken werden, durch Abkühlung eine trockene feucht. Auf den Pflanzenwuchs wird dabei nicht die absolute Menge des in der Luft vorhandenen Wassers das Wirksame sein, sondern die Menge Wasser, die zwischen der wirklich vorhandenen und der bei der gerade herrschenden Temperatur als Maximum aufnehmbaren (also dem Sättigungspunkte) liegt, wird den Haupteinfluß ausüben, es ist das „Sättigungsdefizit". Je mehr Wasserdampf die Luft noch aufnehmen kann, desto stärker wird die Verdunstung sein, desto schneller wird dort, wo die feuchte Luft des Blattinneren durch die Atemhöhlen und Spaltöffnungen mit der trocknen Außenluft in Verbindung tritt, der Gasaustausch sein. Je mehr die äußere Luft gesättigt ist, desto langsamer geht der Prozeß vor sich. Daher bei den Pflanzen in feuchter Luft die Tendenz, die Verdunstung möglichst zu erhöhen, bei denen in trockner Luft, sie herabzusetzen. Die oben S. 206 ff. beschriebenen Einrichtungen der Filzbekleidung usw. werden sich daher namentlich auch in trockner Luft ausbilden. Es liegt auf der Hand, daß besonders auch hier wieder der Wechsel der Luftfeuchtigkeit viel mehr als konstante Feuchtigkeit oder Trockenheit dem Pflanzenleben Schwierigkeiten bereitet. Ist eine Pflanze resp. sind ihre Blätter in Feuchtigkeit aufgewachsen und die Witterung ändert sich, so werden die der feuchten Luft entsprechend gebauten Blätter nur dann der Trockenheit widerstehen, wenn die Pflanze entsprechende Anpassungen besitzt, daß sie also Einrichtungen hat, die Spaltöffnungen zu schließen oder einzusenken, die Blätter einzurollen usw.; sonst müssen die Blätter fallen, wenn der intensive Wasserverlust nicht das Leben der Pflanze überhaupt in Frage stellen soll. Bei uns finden sich solche Kontraste selten, häufig aber in den Steppen- und Wüstengebieten der großen Kontinente und an den Wasserläufen in wärmeren Ländern und in Gebirgen. Namentlich dort finden wir solche Anpassungen an den Wechsel; zu regenreichen Zeiten und zur Zeit der Schneeschmelze im Gebirge sind die Wasserläufe gefüllt und die Pflanzen haben einen Überschuß an gutem Wasser und reichlich feuchter Luft, sobald aber das Wasser abnimmt, das Rinnsal klein wird oder ganz versiegt, da stehen die Pflanzen in dem lockeren Geröllboden oft sehr trocken. Sie sind deshalb grau behaart oder schließen ihre Spaltöffnungsgruben, wie es z. B. der Oleander an diesen Orten tut. — Ob Pflanzen imstande sind, an trocknen Standorten aus feuchter Luft irgendwie Wasser aufzunehmen, scheint sehr zweifelhaft. Man hat gemeint, daß gewisse Haareinrichtungen das gasförmige Wasser zu tropfbar flüssigem machen könnten, doch ist das sehr unsicher, es handelt sich bei dieser Aufnahme wohl stets um echte Taubildung, die

ja schließlich ebenso wie auf verschiedenen toten Gegenständen (Brettern usw.) durch die physikalischen (Wärmeleitungs-)Verhältnisse auch an manchen Pflanzen stärker ist als an andern. Die Mehrzahl der Pflanzen vermag gasförmiges Wasser nicht zu verwerten.

Wo dauernd feuchte Luft ist, haben die Blattorgane die Tendenz, länger auszudauern als in trockneren Gegenden desselben Klimas, sie bleiben länger grün und vielfach wintergrün. In allen feuchteren Klimaten finden wir eine viel größere Zahl wintergrüner Gewächse, und zwar solcher mit derben mehrjährigen (immergrünen) Blättern als auch solcher, deren krautige Blätter bis zum nächsten Frühjahre tätig bleiben, bis die neuen Blätter des betreffenden Gewächses sich entfaltet haben; solche Pflanzen findet man selbst bei uns besonders in Wäldern viel (z. B. Brombeeren); ihre Zahl nimmt im feuchteren Nordwesten zu. — Mit dem längeren Ausdauern der Blätter nimmt ganz naturgemäß auch das Ausdauern der Pflanzen selbst im feuchten Klima zu, die Zahl der einjährigen tritt zurück.

Fig. 100. Wasseraufsaugendes Schuppenhaar von *Tillandsia*. (Nach Schimper.)

Eine weitere Folgeerscheinung feuchter Luft ist die mehr oder weniger ausgiebige Ausbildung von **Epiphyten,** von Pflanzen, die auf den Ästen, Zweigen und Blättern anderer größerer Gewächse leben. Bei diesen spielt naturgemäß die Regulierung der Wasserzufuhr eine große Rolle, denn selbst in den regenreichen Gebieten, in denen täglich ein Regen fällt, müssen sie Organe oder Einrichtungen besitzen, um über die warmen und niederschlagslosen Tagesstunden hinwegzukommen. Je unregelmäßiger der Regen fällt, desto schwieriger werden die Verhältnisse. Die oben bei der Taubildung erwähnten Organe zur Aufnahme des Taues sind natürlich bei ihnen besonders ausgebildet. Wie durch ein Löschblatt werden von schwammigen Wurzeln (Orchideen usw.), von wassersaugenden Haaren[71] (Fig. 100), Bromeliaceen, besonders von der wurzellosen *Tillandsia usneoides*) usw. die Tropfen aufgesogen. Fleischige Wurzeln, Stengel oder Blätter bilden Wasserspeicherapparate für die Zeiten der Trockenheit. Weiter sind vielfach Organe ausgebildet, die Wasser und mitunter auch Nährstoffe auf-

[71] Schimper, Epiph. Veg. Amer. Bot. Mitt. Trop. I (1888). — Mez, Phys. Brom.-Stud. Pringsh. Jahrb. XL (1904).

saugen. Viele Bromeliaceen (und auch andere Pflanzen) haben tütenförmig gestellte Blätter, zwischen denen das Wasser stehen bleibt, andere besitzen krugförmige Blätter *(Dischidia)*,[72] aus denen hineingewachsene Wurzeln das Wasser wieder heraussaugen; die bekannten Hirschgeweihfarne *(Platycerium)* erzeugen außer den herabhängenden, öfter hirschgeweihähnlichen, sporentragenden Blättern solche nach oben gerichtete, deren Ränder sich seitlich dem Stamme der bewohnten Pflanze andrücken, dadurch entsteht ein oben offener Raum, in dem sich abfallende Blätter, Staub usw. fangen, und der daraus sich bildende Humus hält das Wasser zurück; die Pflanze erzeugt ihren eigenen Blumentopf. Andere fangen Wasser zwischen angedrückten Blättern (Taschenblätter). — Schimper (a. a. O.) teilt die Epiphyten in solche ein, die 1. ihre Nahrung aus der Rinde ihrer Wirtspflanze nehmen, 2. solche, die Luftwurzeln in den Boden treiben, 3. solche, die Humus sammeln, 4. solche, deren Blätter Wasser und Nahrung aufnehmen. — Die Folge der schwierigen Wasserversorgung ist der fast allgemein ausgeprägte xerophytische Bau der Epiphyten.

Daß **Nebel** den Pflanzenwuchs beeinflußt (Wiesner, a. a. O., 1895), wurde schon S. 202 betont, im wesentlichen durch Herabsetzung der Assimilationstätigkeit, natürlich wird auch die Wärme herabgesetzt und durch Aufhebung des Sättigungsdefizits die Verdunstung gehemmt.

Über die Transpirationsgrößen von Waldbäumen hat v. Höhnel[73] an heimischen Arten gute Versuche angestellt, er fand dabei, daß 5- bis 6jährige Bäumchen vom 1. Juni bis Ende November auf 100 g Trockengewicht der Nadeln resp. Blätter verdunsteten:

Birke	67 907 g	Feldrüster	40 731 g
Linde	61 519 g	Eiche	28 345 g
Esche	56 689 g	Feldahorn	24 683 g
Weißbuche	56 251 g	Fichte	5 847 g
Rotbuche	47 246 g	Kiefer	5 802 g
Spitzahorn	46 287 g	Tanne	4 402 g
Bergahorn	43 577 g	Schwarzkiefer	3 207 g

Die Zahlen geben ein getreues Bild der Inanspruchnahme des Bodens durch die Pflanzen und lassen erkennen, wie die Regenmenge des Jahres in den verschiedenen Waldungen verwertet wird; sicher spielt die Verdunstungshöhe auch bei der Bildung des Rohhumus in den Nadelwäldern eine Rolle (vgl. unter Humus). Höhnel gelangt zu dem Schlusse, daß ein etwa 115jähriger Buchenwald etwa 3 600 000 bis

[72] Göbel, Pflanzenbiolog. Schilderungen II (1918); Organographie.

[73] v. Höhnel, Über die Transpirationsgrößen der forstlichen Holzgewächse. Mitt. forst. Vers.-wes. Oest. II H. 1 (1879); weitere Unters. Transp. forstl. H. Ebend. H. 3 (1880).

5400000 kg Wasser pro Hektar in der Vegetationszeit verdunstet, ein 5- bis 6jähriger 2300000 kg, ein Stangengehölz von 30 bis 40 Jahren nur etwa 680000 kg.

Freiberg[74] berechnete bei Kopenhagen die tägliche Verdunstungshöhe bei Graswuchs auf 1 ha im Mai auf etwa 14 kbm, im Juni auf etwa 17 kbm, im Juli auf 12 kbm, im August auf etwa 10 kbm, eine Verdunstungsmenge, die größer als die gleichzeitigen Regenfälle ist.

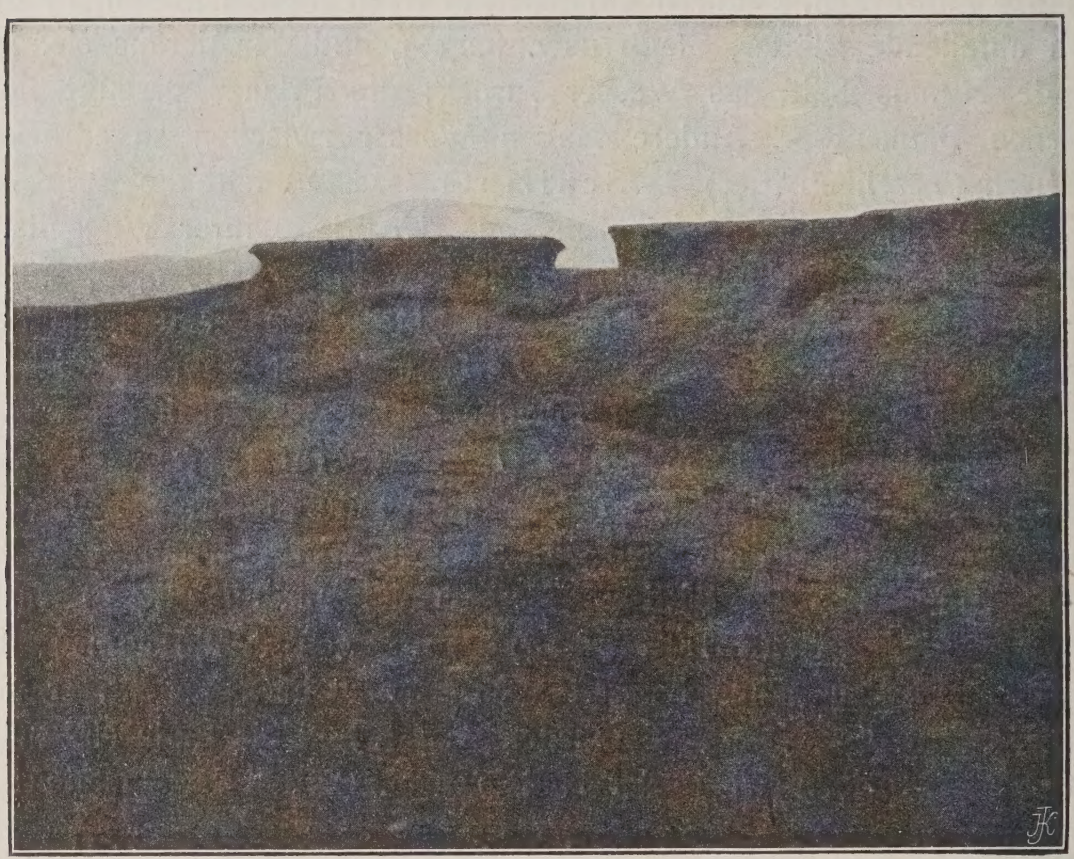


Fig. 101. Rasenabtragung durch Wind auf Island. (Nach Sapper.)

Wirkungen des Windes (resp. der Luft)

Der Wind verändert zunächst das Gelände und die Bodenverhältnisse, so daß er da, wo er dauernd wirkt, feine Bestandteile, Sand usw. fortweht und zu Dünen aufhäuft, die natürlich meist eine geringe wasserhaltende Kraft besitzen. Überall, wo der Wind entlang streicht, trocknet er aus, sofern er nicht zu den ganz feuchtigkeitsgesättigten gehört. Dieses Austrocknen des Bodens und der Pflanzen ist die Haupttätigkeit des Windes in der Ökologie der Gewächse. Namentlich da, wo die Winde konstant sind, ist ihr Einfluß sehr groß. Als Regenbringer sind viele Winde bekannt. Wenn bei uns die über den Atlan-

[74] Feilberg, P., Om Enge og vedvarende Gräsmarker. Tidsskr. Landök. Kjöb. 1891

Fig. 102. Windwirkungen in Brasilien. (Nach Huber.)

tischen Ozean herüberwandernden Wirbel (Zyklone; vgl. die „Tief“ der Wetterkarten) mit dem niedrigen Luftdruck und der aufsteigenden Luft in ihrer Mitte über das Land streichen, gibt es Regen, meist Schauer und Landregen. Durch das Aufsteigen in höhere Regionen wird die feuchtigkeitbeladene Luft allmählich verdünnt und abgekühlt, beides verringert ihre Fähigkeit, Wasserdampf zu halten, der Überschuß fällt als Regen aus. Genau ebenso wird ein einen Gebirgszug treffender Wind dadurch, daß er gezwungen ist, am Berge in die Höhe zu steigen, zum Ausfällen eines Teiles seines Wasserdampfes, seiner Feuchtigkeit, gebracht, daher die feuchten Küstengebirge in vielen Erdstrichen (Hann).

In der größten Mehrzahl der Fälle aber wirkt Wind austrocknend, selbst, wenn ein Seewind flach über das Gelände streicht, ist diese Wirkung deutlich sichtbar. Je mehr wir uns nun in das trockene Binnenland begeben und je mehr der Wind schon über trockne Gebiete gegangen ist, sich dabei womöglich durch die Wärmerückstrahlung des Bodens beträchtlich erwärmte, desto stärker wird sein Sättigungsdefizit, und die oben (S. 209, 233) angeführten Schutzeinrichtungen, die auf Herabsetzung der Verdunstung abzielen, sind hier am meisten angebracht. Ähnlich trockene, warme Winde wehen häufig in den hohen Gebirgen, dort als „Föhn“ oder auch unter andern Namen bekannt. In den Alpen erklärte man früher den Föhn als einen aus der Sahara kommenden Wind, eine Annahme, die schon durch seine verschiedenartigste Richtung, auch vom Norden, widerlegt ist. Seine Erklärung ist rein physikalisch (Bezold, Hann). Wie wir oben sahen, verliert aufsteigender Wind am Gebirge dadurch, daß er in luftverdünntere, höhere Schichten kommt, einen guten Teil seines Wassers und kühlt sich durch die Verdünnung ab (Prinzip der Eismaschine). Die Abkühlung ist aber nicht so stark, als wenn er als trockner Wind aufgestiegen wäre, denn die bei der Verdunstung von Wasser scheinbar verloren gehende Wärme (Verdunstungskühle) wird naturgemäß bei der Wiederumwandlung des gasförmigen Wasserdampfes in tropfbar flüssiges Wasser wieder frei und teilt sich dem aufsteigenden Winde mit. Jenseits der Gebirgshöhe weht der Wind dann wieder talwärts, bergab, er kommt wieder in tiefere Lagen, wird zusammengedrückt, dichter, und damit natürlich wieder wärmer. Da er aus dem Felsen usw. nur wenig Wasser aufnehmen kann, kommt er als warmer, trockner Wind im Tale an; sein Sättigungsdefizit ist sehr groß, daher auch seine Wirkung auf die Vegetation, die an diesen Orten stets eine verhältnismäßig wärmeliebende ist, z. B. Vorstoßen der Mediterranvegetation in die Alpentäler.

Je länger im Jahre durchschnittlich trockene Winde wehen, d. h. solche, deren Sättigungsdefizit sehr groß ist (s. S. 233), desto niedriger wird die Vegetation bleiben müssen, weil der Bodenoberfläche und den Pflanzen gleich stark das Wasser entzogen wird. Wirken die Winde dauernd einseitig, wie besonders an den Meeresküsten, auf Gebirgen usw., so macht sich das schon durch eine eigenartige Physiognomie bemerkbar (Fig. 102—104). Die höher wachsenden Pflanzen, besonders die Bäume, sind schief, oft fahnenartig gebaut.[75] die Erklärung dafür

Fig. 103. Windwirkungen an der Deutschen Küste. (Nach Geinitz.)

ist folgende: Sind die Winde sehr stark, so werden namentlich im Frühjahr alle dem Winde direkt ausgesetzten Zweige stark hin- und hergeschlagen, die jungen Blätter und eventuell auch Triebe werden verletzt, bleiben also kürzer als die dem Winde abgewandten.[76] Dazu kommt dann noch die stärkere Verdunstung[77] an den direkt getroffenen

[75] Früh, J., Abb. vorherrsch. Wind. Geogr.-Ethn. Ges., Zürich 1901. — Klein, L., Physiogn. mitteleur. Waldb., Karlsr. 1899; Charakterbilder in Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder II, 5, 6, 7 (1904). — Bernátsky, J., Pflanzenökol. S.-Lussin. Termész. Füz. XXIV (1901). — Hansen, Ad. Vegetat. Ostfries. Inseln. Beitr. Pflzg. bes. Wirk. Wind. Darmst. 1901.

[76] Borggrewe, Einw. Sturm. Baumv. Abh. Nat. Ver. Bremen III (1872).

[77] Wiesner, J., Grundversuche Einfl. Luftbew. Sitzb. Wien. Akad. Wiss. XCVI (1887). — Kihlman, A. O., Pflanzenbiol. Stud. Act. Soc. Faun. Fl. Fenn. VI (1890).

Seiten, besonders in trocknen Zeiten, die dazu führen kann, daß die betreffenden Zweige welken und gar eintrocknen, oder daß sie, da Holz und Knospen bis zum Herbst nicht richtig zur Ausbildung gelangen konnten, im Winter erfrieren. Zahlreiche trockene Äste und Zweige sieht man oft auf der Windseite. Sind die Wirkungen nicht so energisch, daß schließlich der ganze Stamm auf der Windseite astlos ist und sich ganz vom Winde abbiegt, dann steigt das Laubdach ganz

Fig. 104. Abrasierung der Bäume über der Düne. (Nach Geinitz.)

allmählich wirklich dachartig in der Windrichtung auf, wie man überall an den Meeresküsten beobachten kann (Fig. 104, rechts). — Bei dem Absterben der dem Winde direkt ausgesetzten Zweige, wie auch mancher Krautpflanzen in Windlagen, besonders in den kühlen maritimen Klimaten, kommt noch ein wenig beachtetes Moment hinzu, nämlich die Herabsetzung der Temperatur in den verdunstenden Organen durch die Verdunstungskühle und damit die Verzögerung der Ausbildung, sofern nicht gar die zu stark erniedrigte Temperatur noch andere Wirkungen hat; so sah ich z. B. im August auf Helgoland erfrorenes Kartoffelkraut, trotzdem natürlich auf dieser ja durch so außerordentlich mildes Klima ausgezeichneten Insel[78] keine annähernd

[78] Kuckuck, P., Über die Eingewöhnung von Pflanzen wärmerer Zonen auf Helgoland. Bot. Zeitung 1910 S. 68.

so niedrige Temperatur auf dem Thermometer zu lesen war. — Weiter wirken wahrscheinlich auch die vom Seewinde mitgeführten Salzteilchen.[79]

Starke und besonders trockene Winde können alle höher wachsenden Pflanzen, also Bäume und Sträucher und unter diesen wieder die immergrünen, namentlich im Frühjahr stark schädigen. Zu einer Zeit, wo der Boden noch kalt, stellenweise gar noch gefroren ist, weht ein Wind durch die Kronen. Bei ruhiger Luft ist der Gasaustausch, auch wenn die Luft schon stärker erwärmt ist, langsam; die feuchtere umgebende Luft mischt sich allmählich mit der trocknen, im Winde aber wird die Luft stets wieder ergänzt, die Verdunstung also stark gesteigert. Ist der Wind jetzt warm, der Boden kalt, so daß keine Wassererneuerung durch die noch gefrorenen Wurzeln erfolgen kann, so beginnen die Pflanzen zu welken, und nicht selten trocknen stark exponierte Zweige oder ganze Pflanzen dabei ein, eine Wirkung der Winde, die schon den Römern (Plinius) bekannt war.

An Orten, an denen dauernd Wind herrscht, muß sich die Tracht aller Pflanzen dem anpassen und wir sehen deshalb an exponierten Stellen im Hochgebirge, in fast allen Ländern der Erde rasen- und polsterbildende Pflanzen, bei denen durch die dichte Stellung der Zweige einer den anderen schützt. Andere Pflanzen legen sich flach dem Boden an und drücken ihre Zweige oft in jede Spalte oder Furche (Spalierform; Warming).

Die Empfindlichkeit der einzelnen Pflanzenarten gegen den Wind ist natürlich gleichfalls sehr verschieden. Während manche Pflanzen, namentlich mit großen Blättern, an etwas windigen Orten sofort zerschlagen werden und meist bald verkümmern und eingehen, können viele Kräuter und Gehölze selbst an den sturmgepeitschtesten Küsten ihr Leben fristen und gesund bleiben. Neben einer starken Anpassung an die Herabsetzung der Verdunstung müssen diese Arten mechanisch fest, und zwar biegungsfest, gebaut sein. Will man sich ein Bild von der Biegungsfestigkeit mancher Pflanzen machen, so betrachte man ein in starkem Winde wogendes, reich mit fruchttragenden schweren Ähren besetztes Kornfeld. Weit herab werden die Halme gedrückt, sobald aber der Windstoß vorüber ist, richtet sich alles wieder stolz in die Höhe. Diese dünnen und leichten Halme zeigen da eine Elastizität und Tragfähigkeit, wie sie mit keinem Mittel menschlicher Technik erreicht ist (Schwendener, Mech. Probleme; Vorlesungen). — Die Gehölze an den Windstellen sind oft stark zerzaust

[79] Focke, W. O., Veget. nordwestd. Tiefl. Abh. Nat. Ver. Bremen II (1871); Beitr. Verst. heim. Pflzl.; ebend. XII (1892).

und schief gewachsen, verrichten aber dabei alle nötigen Funktionen, einschließlich der Fruchtbildung. Andere Arten vermögen sogar an ziemlich stark exponierten Orten aufzuwachsen, vgl. die Arven und Tannen im Gebirge. An unseren Küsten pflanzt man in den Anlagen jetzt namentlich die Hakenkiefer *(Pinus [montana] uncinata)* und die amerikanische Schimmelfichte *(Picea Canadensis = alba)* als besonders windbeständig an. Die einheimischen Arten vermögen sich alle nicht so gut im Winde zu erheben; wie im Mittelmeergebiete Myrte, Lorbeer *Pinus Halepensis* und Ölbaum, so bilden bei uns Sanddorn, Weiden, Pappeln, Eichen usw. wie geschoren erscheinendes Buschwerk, nähern sich also der oben erwähnten Rasenbildung.

An oft oder dauernd windigen Orten zeigen die Pflanzen oft mancherlei Anpassungen, mit denen sie sich den Wind nutzbar machen. Schwache Winde dienen der Übertragung des Pollens bei windblütigen Pflanzen, so erscheint dieser bei unseren Erlen bei ruhigem Wetter in kleinen Häufchen auf die flache Rück- (nach oben gekehrte) Seite der Tragblätter geschüttet und kann erst durch Luftbewegungen herausgeblasen und verteilt werden. Starke Winde dienen der Samenverbreitung, bei den Steppen (unten) ist auf die Steppenläufer aufmerksam gemacht, ähnlich finden wir auf fast allen offenen Formationen zahlreiche Pflanzen mit Flugeinrichtungen an den Früchten, Fruchtständen oder Samen,[80] die der Weiterverbreitung der Arten sehr nützlich sind (näheres vgl. in den Biologien z. B. Migula).

Über die Waldfeindlichkeit der Klimate mit trocknen Winterwinden vgl. S. 85.

Über die Einwirkung des Luftdruckes auf die Pflanzen hat Jaccard[81] Untersuchungen angestellt und dabei u. a. folgende Resultate gefunden: bei einem Luftdruck von 15 cm wuchs Topinambur mit 1 cm langen Trieben in einer Woche 4 dm, dieselbe Pflanze bei normalem Luftdruck nur 4,5 cm; die Pferdebohne *(Vicia faba)* unter denselben Verhältnissen 2,2 dm und 0,8 cm, das Gänseblümchen *(Bellis perennis)* in 2 Wochen 10 cm und 6 cm; Veilchen 8 cm und 6 cm. Durch die Abnahme der Sauerstoffspannung dürfte das stärkere Wachstum hervorgerufen sein. So starke Luftverdünnungen würden aber nur auf dem Gipfel des Gaurisankar vorkommen, indessen sind auch die schwächeren der Gebirge, der Kontinente gegenüber den maritimen Klimaten im Sommer nicht ohne Einfluß.

---

[80] Sernander, R., Den Skand. veg. spridningsbiol. Berlin u. Upsala 1901. — Vogler, P., Verbreitungsmittel. Flora LXXXIX (1901).

[81] Jaccard, P., De l'infl. des var. press. du gaz. Rev. gén. bot. V.

Wirkungen der Bodenbeschaffenheit[82]

Zunächst ist die Zusammensetzung resp. die Herkunft des pflanzentragenden Substrates sehr wesentlich verschieden. Der ursprünglichste Boden ist der gewachsene Felsen und das Wasser, welches gleichfalls als Substrat angesehen werden muß. Der unzerstörte Fels ist nicht fähig, viele Pflanzen zu tragen, nur Flechten und einige Epiphyten (Moose usw.) vermögen sich auf ihm anzusiedeln. Je mehr Frost und Hitze und Wasser ihn zerklüftet und zerkleinert haben, desto besser wird er als Pflanzenträger, desto mehr nähert er sich den sekundären losen Böden. Im Gemisch aller groben und feinen Gesteinstrümmer bleibt der Boden locker und von großer wasserhaltender Kraft. Durch die Tätigkeit des fließenden Wassers werden die Gesteinsreste sortiert. Im stark strömenden Wasser bleiben die groben Teile, die kiesigen, als ein wenig wasserhaltender, daher ganz von den augenblicklichen Witterungsverhältnissen abhängiger Boden zurück, im langsamer fließenden Wasser bleibt der **Sand** liegen, gleichfalls ein von den Witterungsverhältnissen sehr abhängiger Pflanzenträger. Je grobkörniger er ist, desto weniger wasserhaltend ist er, er trocknet an der Oberfläche schnell aus und erwärmt sich schnell, kühlt aber auch nachts schnell wieder ab, daher ist die Taubildung und der Nachtfrost auf ihm oft stark, die Wärmeschwankungen sind groß. Sein Gehalt an Nährstoffen ist sehr wesentlich verschieden, je nach seiner Herkunft und Zusammensetzung. Reiner Quarzsand enthält wenig Nährstoffe; ist Kalk, Feldspat usw. in ihm vorhanden, gibt er durch Verwitterung dieser Gesteinstrümmer reichlichen Nährstoff her. Im Winde ist er leicht flüchtig und bildet dann Dünen, die meist aus mäßig feinem Sande bestehen; die feinsten aus seiner Zerkleinerung hervorgegangenen Teilchen werden öfter an den ruhigen Stellen als lößartiger Boden (Flottlehm) abgelagert, deren wasserhaltende Kraft durch die Feinheit ihrer Poren größer als bei den gewöhnlichen Sandböden ist.

In den physikalischen Eigenschaften sich dem Sande, teils aber auch dem Lehm anschließend wäre hier der in tropischen Gebieten weitverbreitete Laterit[83] zu nennen, der durch Verwitterung aller Tonerde

---

[82] Vgl. in erster Linie Ramann, Bodenkunde, 2. Aufl. Berlin 1905. — Lang, R., Verwitterung und Bodenbildung als Einführung in die Bodenkunde 1920 — Wiegner, G. Boden und Bodenbildung 2. Aufl. 1921. — Sorauer, Handb. Pflzkrkh., I. Bd. 5. Aufl. — Neuerdings erschien als eines der wichtigsten Werke Henr. Lundegård, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena, Gustav Fischer 1925.

[83] Lang, R., Über die Bildung von Roterde und Laterit. IV. Intern. Konf. für Bodenkunde I. Kommission. Rom 1926.

und Eisen enthaltenden Gesteine entsteht und durch Eisenverbindungen seine charakteristische rote bis rotgelbe Farbe erhält. Von lehmiger Konsistenz, ist er sehr nahrstoffarm (sonst aber chemisch sehr ungleich zusammengesetzt) und trocknet dabei sehr leicht aus, kann also keine Vegetationsformationen mit großer Stoffproduktion tragen.[84]

Im ruhigen Wasser werden **Lehm** und im stehenden **Ton** niederfallen. Je mehr Sand in ihm vorhanden ist, desto loser ist der Lehm, je mehr der Ton überwiegt, desto schwerer ist der Boden, desto mehr erhöht sich seine wasserhaltende Kraft, aber desto luftärmer wird er auch durch die dichtere Lagerung der feinsten Teilchen. Ist dem Boden Kalk in feinen Teilchen beigemengt, so nennt man ihn Mergel (aus ihm ist der meiste Lehm durch Verwitterung entstanden), der Prozentsatz ist sehr verschieden, im besten Kalkmergel steigt der Gehalt bis zu 75%. Durch die chemische Mobilität des Kalkes ist dieser Boden in der Mehrzahl der Fälle sehr nährstoffreich, ein guter Pflanzenträger. Reiner Tonboden ist für Wasser fast undurchlässig, im feuchten Zustande ist er kalt, sich nur schwer erwärmend. Außerdem verändert er sein Volumen sehr stark, naß quillt er auf und wird dann knetbar, trocken schrumpft er zusammen und reißt dann in großen Spalten auf (Polygonboden). — Nasser Tonboden erwärmt sich schwer, weil das **Wasser** ein schlechter Wärmeleiter ist, und das ist neben der Schwierigkeit, an den meisten Stellen größere Mengen von Sauerstoff in das Wasser gelangen zu lassen, der Grund für die Eigenart der Vegetationsverhältnisse im Wasser. Nicht nur wo die Pflanzen im Wasser selbst leben, sondern auch da, wo in irgendeinem Boden reichlich Wasser vorhanden ist, spielen alle diese Dinge oft ausschlaggebend mit.

Wo die Gletschertätigkeit, wie im norddeutschen Flachlande zur Eiszeit, gewirkt hat, sind meist alle Bodenarten gemischt niedergefallen. Große Steine, Kies, Sand, Mergel und Schlick sind gemischt in den unveränderten Diluvialböden. An ihnen hat dann wieder das Wasser seine sortierende Tätigkeit ausgeübt und die oben beschriebenen Bodenarten getrennt. Einer besonderen sekundären Bodenart muß dann aber ausführlicher Erwähnung getan werden, weil sie die Eigenschaften aller übrigen stark zu verändern imstande ist, nämlich des

Humus[85]. Er entsteht aus abgestorbenen Pflanzenresten überall da,

[84] Wohltmann, Die natürl. Faktoren, Leipzig 1892.

[85] Müller, P. E., Studier over Skovjord. Tidsskr. f. Skovbr. III (1878), VII (1884). Deutsch: Studien natürl. Humusf. Berlin 1887. — Ramann a. o. O. — Weber, C. A.,

wo die toten Teile nicht völlig durch die Verwesung wieder in ihre Ursprungsstoffe, also in Mineralien, Kohlensäure und Wasser zerlegt werden. Wo die Tätigkeit der Verwesungsorganismen durch irgendwelche Gründe gehemmt ist, setzt die Fäulnis ein, die organischen Stoffe werden nicht ganz oxydiert, sondern zum Teil reduziert, es findet eine Anreicherung von Kohlenstoff durch Bildung immer kohlenstoffreicherer Verbindungen statt, die in der Theorie schließlich mit reinem Kohlenstoff (Kohle) endigt. — In Gegenden, in denen die Verwesung sehr lebhaft vor sich geht, wie z. B. in den Tropen durch die intensive Vegetation der höheren Pilze usw., bildet sich nur langsam und schwer Humus. Beimischungen von Humus von 8 bis 9 % finden sich in den Tropenwäldern nicht selten, reine Humusbildungen, also Torfe, Rohhumus usw. in der Regel nur oberhalb 1200 m (Schimper).

Der Humus verändert die physikalischen ebenso wie die chemischen Eigenschaften des Bodens sehr. Zunächst wird durch ihn die wasserhaltende Kraft erhöht, denn da seine Absorptionskraft sehr groß ist, wird die Bewegung wasserlöslicher Stoffe (Salze usw.) im Boden verlangsamt. Im übrigen kann Humus selbst sehr verschiedene Eigenschaften haben. Humus, wie man ihn in vielen Wäldern, in Gärten, auf Äckern usw. findet, ist stets eine lockere Substanz, findet sich dort auch nicht allein, sondern im Gemisch mit den Teilen des mineralischen Bodens, auf dem er entstand. Spielt schon in den übrigen Böden die Tätigkeit der Tiere (Regenwürmer) und Bakterien usw. eine wichtige Rolle, so ist sie für den Humusboden (namentlich bei stärkerem Humusgehalt) ganz unerläßlich, soll er eine hohe Stoffproduktion bewahren. In ihm finden ja auch alle diese von abgestorbener organischer Substanz lebenden Organismen ihre günstigsten Lebensbedingungen, sie vermehren sich deshalb zu ungeheuren Zahlen. So hat man die Zahl der Regenwürmer in einem Hektar Ackerboden auf fast $^1/_2$ Million geschätzt,[86] an Bakterien hat man in einem Gramm Boden bis etwa eine Million Individuen gefunden. Natürlich sind in allen luftarmen, nassen, trocknen oder stark in der Feuchtigkeit schwankenden Böden die Zahlen erheblich geringer. Die Regenwürmer graben Gänge in den Boden, zerkleinern die Pflanzenteile und mischen so alles durcheinander. Guter Ackerhumus reagiert alkalisch und bleibt locker. Ist reichlich Kalk in

---

Torf, Humus und Moor Abh. Nat.-Ver. Bremen XVII (1903). — Über die Bezeichnung „Moor". „Torf" und „Humus". Zeitschr. Moorkultur und Torfverwertung 1903.

[86] Warming, E., Lehrb. ökolog. Pflanzengeographie 3. Aufl. S. 137.

ihm vorhanden oder durch Düngung eingebracht, so „schwindet" der Humus, d. h. er wird zersetzt.

Geht die Bildung des Humus aber anders vor sich, so daß er im Walde stark an Dicke zunimmt, daß durch Kahllegung (Abholzung usw.) eine solche Humusfläche Regen, Wind und Sonne ausgesetzt wird, so beginnen sich in ihm Säuren zu bilden. Diese wie auch eventuell Schwankungen der Feuchtigkeit und Temperatur dürften es sein, die den bisher vorhandenen Organismen die günstigen Existenzbedingungen nehmen. Das rege Tier- und Pilzleben läßt nach, die Regenwürmer mit ihrer Minierarbeit verschwinden allmählich und der Humus beginnt sich schließlich zu verdichten. Man bezeichnet ihn dann als **Rohhumus.** Er wird torfartig, schwammig und wird deshalb auch Trockentorf genannt (wenigstens in bestimmten Formen). Moosrhizoiden und feine Würzelchen durchziehen ihn meist dicht. Durch die Auflagerung von solchem Rohhumus werden nun die Lebensverhältnisse auch in dem darunterliegenden Mineralboden sehr wesentlich verändert. Zunächst wirkt er luftabschließend, d. h. der Ausgleich der Bodenluft mit der Atmosphäre ist erschwert, um so mehr je dichter der Rohhumus ist. In Zeiten reichlicher Regenfälle saugt er sich wie ein Filz voll Wasser und erscheint dann für Luft nahezu undurchlässig. Treffen solche Zeiten des Luftabschlusses zusammen mit Zeiten lebhafter Wurzeltätigkeit, so muß naturgemäß den Pflanzenwurzeln schon in einiger Tiefe die allernötigste Atemluft fehlen, und die Folge ist die allmähliche Abnahme der Wurzeltiefe auf diesen Geländen. Je mehr der Rohhumus zunimmt, je dichter er wird, desto oberflächlicher wurzeln die Gewächse, desto dünner wird die Bodenschicht, die sie mit ihren Wurzeln durchziehen. In Wäldern, besonders Nadelwäldern, kann man in den regenreicheren Gebieten an einer Generation diese Verlegung der Wurzeltiefe bemerken; anfangs wurzelten die Bäume so tief, wie es der Luftgehalt des betr. Bodens zuließ; nach und nach starben die unteren Wurzeln ab und die oberen übernahmen die Ernährungstätigkeit. In sehr dichten und festen Rohhumusanlagen kann schließlich die Wurzeltiefe öfter nur einige Dezimeter betragen, eine Tiefe, in der allein schon die mechanische Verankerung für Bäume sehr mangelhaft ist. Die Feuchtigkeitsmenge, die in der dünnen Wurzelschicht besonders in regenarmen Zeiten steckt, wie der allgemeine Nährstoffgehalt in derselben ist naturgemäß verhältnismäßig gering und die Feuchtigkeitsschwankungen werden sich in dieser Oberflächenschicht stark bemerkbar machen, die Pflanzen werden also von den Witterungsverhältnissen sehr abhängig. Ist der Bestand von einer Pflanze,

deren Individuen eine gleichartige Wurzeltiefe besitzen, gebildet, so kreuzen sich hier zahlreiche Wurzeln, eine lebhafte Wurzelkonkurrenz ist die Folge. — In Gegenden mit starker Rohhumusbildung ist oft die Heide, d. h. dichte Bestände des Heidekrauts, welche wenige andere Pflanzen zwischen sich aufkommen läßt, die einzige Formation, die sich hier dauernd erhalten kann.

Eine weitere Wirkung dichter Rohhumuslagen auf den darunter liegenden Boden ist die starke Verwitterung seiner Teile. Die Mineralstoffe des Bodens (selbst der Feldspat) werden durch die Humussäuren stark angegriffen und die Auslaugung, der Entzug löslicher Mineralstoffe, geht schnell vor sich. In Sandböden bleibt oft wenig mehr als reiner nahrstoffarmer Quarzsand übrig, der durch die Humusbeimischung eine bläulich-graue Färbung erhält, daher wird er Bleisand (öfter auch Heidesand, oder, da er an Sonne und Luft weiß bleicht, auch Bleichsand) genannt. Die Folge ist, daß die Wurzeln, die tiefer in den Boden eindringen, als die Humusschicht dick ist, dort einen ganz nahrstoffarmen Boden vorfinden. Ist diese Auslaugungsschicht so dick geworden, daß bestimmte kältere Temperaturgrade im Winter nicht bis an ihre untere Grenze gelangen, so bildet sich durch weitere Humusniederschläge oft Ortstein.[87]

Es ist dies eine anfangs lockere (Branderde), später sandsteinartig feste Schicht durch Humusverbindungen verkitteten Sandes, die sich in der Mehrzahl der Fälle etwa 2,5 bis 3 dm unter der Oberfläche findet. Hierdurch werden natürlich die Vegetationsbedingungen unter dieser Schicht noch weiter verschlechtert, und mitunter sieht man kaum eine Wurzel tiefer hindurchdringen.[88]

Eine andere Form, in der dann Humus abgelagert wird, ist der **Schlamm.** Er entsteht unter Wasser durch das Niedersinken und die Zersetzung abgestorbener Wasserpflanzenreste und in das Wasser gefallener Pflanzenteile. Da die Zersetzung unter Wasser, also unter Abschluß der atmosphärischen Luft vor sich geht, wird auch die Verwesung hinter der Fäulnis zurückgesetzt. Die Eigenschaften des Schlammes sind nun je nach seiner Herkunft und nach dem Orte seiner Bildung sehr verschieden. In großen Wasserflächen, in fließenden Rinnsalen usw., wo das Wasser einen reichlichen Gehalt an Sauer-

---

[87] Graebner, P., Die Heide Norddeutschlands. 2. Auflage Leipzig 1925. Handbuch der Heidekultur. Leipzig 1904.

[88] Emeis, Waldbauliche Forschungen usw. — P. E. Müller a. a. O. — Ramann, Der Ortstein im Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. 1885; Organogene Ablagerungen. Neues Jahrb. Min. 1895 Beil. X. — Mayer, Bleisand uud Ortstein. Landw. Vers.-stat. LVIII (1903).

stoff besitzt und wo reichlich anorganische Substanzen, mit ihnen auch kohlensaurer Kalk, mit den Pflanzenresten gemischt abgelagert werden, ist der Schlamm eine außerordentlich nährstoffreiche Bodenart (Faulschlamm, Sapropel[89] die, auf Äcker gebracht, die besten Wirkungen ausübt. Je kleiner aber die Wasserfläche zur ablagernden Pflanzenmasse ist, desto mehr nähert er sich in seinen Eigenschaften dem gleich zu besprechenden Torf. Der Sauerstoff des Wassers ist bald verbraucht und überall, wo organische Substanz sich unter Luftabschluß zersetzen muß, bilden sich Säuren, so auch hier. Dazu bilden sich petroleumähnliche Substanzen, der Schlamm ist dann eine übelriechende, Sumpfgas bildende Masse. — Je nach der Herkunft der organischen Reste, ob sie von abgestorbenen oberirdischen Laubmassen, abgestorbenen Wasserpflanzen (mit oder ohne Tiere) gebildet sind, ob es sich um großblättrige Wasserpflanzen oder um Algenablagerungen handelt, je nachdem ist die Konsistenz und sind die Eigenschaften des betr. Schlammes sehr verschieden. — Viel wichtiger, weil weiter verbreitet, ist der

Torf.[90] Es ist die reinste Form des Humus, fast ganz, mitunter ganz aus abgestorbenen Pflanzenresten gebildet, ohne wesentliche Beimischung mineralischer Substanzen. Er kommt wie der Schlamm dadurch zustande, daß die abgestorbenen Pflanzenreste unter ungenügender Sauerstoffzufuhr zersetzt werden. Er ist sehr kohlenstoffreich und enthält an seiner Lagerstätte reichlich freie Humussäuren. An ihm lassen sich die Eigenschaften des Humus mit am besten studieren. Er besitzt eine große wasserhaltende Kraft, ein ziemlich großes Wasserhebungsvermögen (Kapillarität) gegenüber andern Böden. Seine Wärmeleitungsfähigkeit ist schlecht (daher ist er im ganzen ein kalter Boden), seine Volumenveränderung im trocknen und nassen Zustande ziemlich groß. Sehr wesentlich verschieden sind aber die sonstigen physikalischen Eigenschaften der Torfarten je nach ihrer Entstehung; zwischen den Typen gibt es natürlich mancherlei Übergänge.

Niederungstorf, die verbreitetste Form, entsteht bei der Verlandung

---

[89] Potonié, H., Klassifikation und Terminologie der rezenten brennbaren Biolithe und ihrer Lagerstätten. Abh. Kgl. Preuß. Geolog. Landesanst. N. F. XLIX. (1906) — Die rezenten Kanstobiolithe und ihre Lagerstätten I Die Sapropelitte. Ebendort LV. 1 (1908). II. Die Humusbildungen 1. Ebendort AV. 2 (1911).

[90] Früh, J. und Schröter, C., Die Moore der Schweiz, Bern 1904. — Weber, C. A. (a. a. O. und), Über Veget. Hochmoor Augstumal. Berlin 1902; — Über die Entstehung der Moore. Zeitschr. f. angewandte Chemie XVIII (1905) vgl. auch oben S. 244 Fußn. — Aufbau und Veget. Moore Norddeutschl. Engl. Jahrb. XL (1907) Beibl. 90. — Potonié, H., Klass. Term. brennb. Biol. Kgl. Geol. Landesanst. 1908 usw. s. oben Fußn. 89.

von Gewässern. Sobald durch Schlammbildungen usw. ein Gewässer so weit aufgehöht ist, daß die organische Substanz einen reichlichen Prozentsatz ausmacht, beginnt die echte Torfbildung, die organische Substanz zersetzt sich unter Wasser und verliert zugleich durch die sich bildenden Säuren die Struktur. Es bildet sich jene schwarze dichte Masse, die als Brenntorf viel Verwendung findet. Als Pflanzenträger ist er wenig gut. Trotz seines Nährstoff- und Kalkreichtums können nur die Wurzeln der gut durchlüfteten Sumpf- und Moorpflanzen in den luftarmen Boden eindringen. Er wird deshalb auch für gärtnerische usw. Kultur nicht gern verwandt und landwirtschaftlich nur nach durchgreifender Veränderung. Ist er von der Pflanzendecke entblößt, so zeigt sich seine geringe Wasserleitungsfähigkeit, die der Sonne und trocknen Luft ausgesetzte Oberfläche trocknet bald aus und wird staubförmig. Wenig tiefer ist der Boden schmierig naß. Ganz anders verhält sich der

Sphagnum- resp. Hochmoor-Torf. Auch er ist auf der Erde weit verbreitet, aber in viel geringeren Mengen vorhanden als der Niederungstorf. Da die Hochmoore meist nicht aus der Verlandung eines Gewässers entstehen, sondern dadurch, daß die Torfmoose in dichten Massen in der feuchten Luft regenreicherer Gebiete über das Grundwasser herauswachsen, schwankt natürlich ihr Wassergehalt beträchtlich. Während sie in Regenperioden sich ähnlich wie ein Schwamm vollsaugen, wird bei sinkendem Feuchtigkeitsgehalt wenigstens im oberen Teile der Moormasse stets ein gut Teil des Wassers durch Luft ersetzt. Dadurch geht die Zersetzung der organischen Substanz der Moose, Grundachsen, Stengelstücke usw. nicht völlig unter Luftabschluß vor sich, der Torf behält lange die Struktur seiner Bestandteile. Da die Torfmoose gut wasserleitend sind, bleibt dem Torf auch diese Eigenschaft. Er trocknet daher ziemlich gleichmäßig aus und wird eine gärtnerisch wertvolle Bodenart, die auch landwirtschaftlich gern verwandt wird. Kommt dieser Torf unter Luftabschluß ins Wasser, so verliert er ebenso wie der Niederungstorf seine Struktur und damit seine wertvollen Eigenschaften als Pflanzenträger.[91] Abweichend vom Niederungstorf ist er nahrstoff- und kalkarm, wie ja schon aus dem Entstehen, genährt nur durch die atmosphärischen Niederschläge, hervorgeht. Das Wasser dieser Moore ist ebenso sauer, wie das der Niederungsmoore, in ihm sind meist nicht mehr als 1 bis 2 (bis etwa 5) Teile Mineralstoff in 100000 Teilen Wasser enthalten.[92]

Die **chemische Beschaffenheit des Bodens,** d. h. sein Gehalt an lös-

[91] Vgl. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten I. 5. Aufl. S. 190 ff.

[92] Vgl. Ramann, E. u. a.; Graebner, P., Die Heide Norddeutschlands. 2. Aufl.

lichen Mineralstoffen und deren Einwirkungen auf die Pflanzenwelt, ist vielfach früher überschätzt worden. Die meisten Böden enthalten für die Ernährung kräftiger Pflanzen genügend Nährstoff. Einige, wie die obenerwähnten ausgelaugten Heidesande, der Moostorf usw., sind allerdings für starke Stoffproduktion zu arm, aber sie bilden auf der gesamten Erdoberfläche nur einen kleinen Bruchteil. Andere Böden sind durch Beimischung bestimmter Stoffe im Übermaß nur für bestimmte Arten bewohnbar, so namentlich die salzhaltigen.

Während die Mehrzahl der Arten den Salzgehalt, wie überhaupt stärkere **Konzentrationen** löslicher Stoffe, nicht erträgt, sind andere mehr oder weniger unempfindlich. Wolff fand (nach Schimper S. 99) bei den Aschenanalysen von *Artemisia maritima* 26,68% (in der Wurzel 19,9%) Chlor, bei *Aster tripolium* in den Blättern 43%, im Stengel 49%, in den Blüten 19% usw. Viele andere Arten zeigen ähnliche Verhältnisse. Da die Salzpflanzen sich alle oder fast alle auch in salzarmen Böden ziehen lassen, wenn man die Konkurrenz der „salzfeindlichen" (also der Salzkonzentration gegenüber nichtplastischen) Arten ausschaltet, ergeben sich natürlich dabei ganz andere Aschenanalysen; dasselbe trifft z. B. auf die darauf geprüften Kalk- und Kieselpflanzen zu, die namentlich durch Fliche[93] und Grandeau geprüft wurden; bei Pflanzen, die auch diesen Verhältnissen gegenüber indifferent (plastisch; bodenvage Pflanzen) waren, fanden sich im Aufbau der Organe sehr wesentliche chemische Verschiedenheiten. *Pinus pinaster* vom Kieselboden hatte in der Asche z. B. 40,20% Kalk, die vom Kalkboden 56,14%, *Castanea* vom Kieselboden 45,37%, vom Kalkboden 74,55%. Kali dagegen hatte *Pinus pinaster* entsprechend 16,04% und 4,95%, *Castanea* 21,67% gegen 5,76 auf dem Kalkboden.

Die veränderte chemische Zusammensetzung des Bodens bringt auch oft eine Veränderung der Tracht usw. mit sich; dieselben Arten auf Kalk- und Kieselboden gepflanzt verändern sich mitunter merklich, so bleibt das Edelweiß *Leontopodium alpinum* auf Kalk auch in der Ebene lange reinweiß, während es auf andern Böden grünlich wird. Ganz so verhalten sich auch die nahe verwandten Arten einer Gattung, wenn sie auf den beiden Bodenarten wachsen, die der Kalkböden sind oft grauer gefärbt, dichter filzig, haben oft größere Blüten usw.

Nicht aufgeklärt sind bisher die Gründe, weshalb bestimmte Pflanzenformen nur auf serpentin-, andere nur auf zinkerzhaltigem Boden (Galmei) wachsen. Bei der Mehrzahl solcher Bodenständigen handelt es sich sicher um die Fähigkeit, die dort herrschenden chemi-

[93] Fliche, P. u. Grandeau, L., Ann. chim. phys. 4 sér. XXIX (1873); 5 sér. II (1874).

schen Verhältnisse zu ertragen, die andern Pflanzen abgeht oder ihnen doch im geringeren Maße zukommt; meist haben sie Einrichtungen, die im Übermaße schädlichen Stoffe auszuscheiden, zu zersetzen oder doch unschädlich zu machen; so können das auch die an stark mit tierischen Flüssigkeiten gesättigten Ruderalstellen wachsenden Arten.

Ähnliche Verhältnisse herrschen z. B. sicher auch bei den Kalkpflanzen resp. bei den kalkfeindlichen. Wie auch die obengenannten bodenständigen müssen sie bestimmte Einrichtungen besitzen, um in der andern, schwerer überwindlichen Eigenart des Bodens gut zu leben, da sie sich fast sämtlich in anders gearteten Böden ziehen lassen. Bei den sogenannten kalkfeindlichen Pflanzen läßt sich das besonders in kalkreichen Substraten gut konstatieren, ja selbst die kalkfeindlichsten Heidepflanzen ertragen es, sogar die *Sphagnum*-Arten konnte C. A. Weber fast alle in reiner Kreide kultivieren und ich selbst zog Heidepflanzen in Kalkboden, wenn er nur nahrstoffarm war; wenn mit dem Kalk (wie fast überall in der Natur, namentlich auf den Jurakalken) reichlich Nährstoffe vorhanden waren, gingen sie an Wurzeldeformationen (Überfütterung) zugrunde; sie sind also bodenständig, weil auf anderen Bodenarten die Konkurrenz zu groß ist. Das Geheimnis des Lebens der Sphagnen, der Torfmoose ist durch Paul-München[94] aufgedeckt worden; er fand, daß Torfmoose zu ihrem Leben unbedingt Säuren brauchen, wohl zur Lösung ihrer einzigen Nahrung (aus dem atmosphärischen Staube), Säuren, die sie allein ausscheiden. Sobald der Boden also alkalisch reagiert, werden die Säuren vernichtet und die Torfmoose sterben ab, daher die „Kalkfeindlichkeit".

Die **physikalische Beschaffenheit**[95] spielt eine ganz erheblich wichtigere Rolle für die physiologischen Verhältnisse des Bodens. Wir haben oben schon gesehen, wie die verschiedene wasserhaltende Kraft der Böden ihre Vegetationsbedingungen verändert; ein nasser Boden wird sich stets schwer erwärmen, die Vegetation wird daher spät im Jahre beginnen; weiter hängt natürlich die Erwärmungsfähigkeit von seiner Lage, ob etwa nach Süden oder Norden geneigt, und seiner Farbe ab, dunkler Boden erwärmt sich schneller als heller, kühlt aber auch nachts stärker ab. Der Grad der Neigung spielt hierbei natürlich

---

[94] Paul, H., Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna. Mitt. Bayr. Moorvers. II. S. 63 ff. (1908).

[95] Vgl. besonders Kraus, Gr., Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standortes auf dem Wellenkalk. Jena 1911. — Lundegård, H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena. 1925.

auch eine Rolle, ebenso wie bei der Wasseraufnahme, je flacher er liegt, desto weniger Wasser fließt ab. Besonders in den kühleren Gebieten ist die Neigungsrichtung und -stärke oft für den Vegetationscharakter ausschlaggebend; die Flächen tragen eine andere Vegetation als die Hänge, von denen die nach Mittag gerichteten eine wärmeliebendere Vegetation tragen; je stärker die Neigung ist, desto mehr wird (bei stärkeren Niederschlägen besonders) die abkühlende Wirkung des Wassers verschwinden und desto mehr werden die wärmeliebenden jetzt zugleich xerophilen Pflanzen dominieren.

Bei weitem am wichtigsten ist aber die Durchlüftungsfähigkeit des Bodens, je schneller (die übrigen Faktoren alle als gleich vorausgesetzt) der Gasaustausch, die Erneuerung der Bodenluft erfolgen kann, desto tiefer können die Pflanzen wurzeln, desto mehr Boden können sie für sich ausnützen. Dieselbe Bodenart kann locker und fest gelagert sein (ein größeres oder kleineres Porenvolumen besitzen), je nachdem Tierleben, Frost usw. ihre Wirkungen ausüben können. Der Luftgehalt spielt natürlich auch bei der Wärmeleitungsfähigkeit eine Rolle, die verschiedenen Bodenarten leiten die Wärme verschieden gut, aber stets schneller, wenn sie fest gelagert sind, als wenn sie locker sind. Dies ist besonders deshalb von Wichtigkeit, weil viele Pflanzen, selbst unsere Bäume usw., gegen starke Kälte an den Wurzeln sehr viel empfindlicher sind, als in den Zweigen; wenige Grade unter Null vermögen oft die Wurzeln zu töten. Auch in Gebirgen, wie überhaupt auf Felsboden, spielt die Größe der Wärmeleitungsfähigkeit des betr. Gesteins erheblich mit. Je mehr wir uns den Polen nähern, desto stärker wird naturgemäß dieser Einfluß sein.[96]

Bei der Besprechung des Humus wurde schon auf die luftabschließende Wirkung desselben hingewiesen. Ähnlich, wenn auch weniger stark, wirken alle Bodendecken, so Moose, Laubdecken usw., ebenso natürlich Grasbedeckung. Durch alle diese Decken wird das Eindringen der Temperaturschwankungen, die direkte Einwirkung von Sonne und Wind auf den Boden gemildert (ebenso wie durch Schnee). Die erwärmende Wirkung wie die austrocknende wird verlangsamt, ein Teil der Niederschläge, namentlich die kleineren, gehen dem Boden verloren. — Alle diese physikalischen Eigenschaften zusammen mit den chemischen bestimmen das Hauptbild der Vegetation; sind die physikalischen ungünstig, wird für den Pflanzenwuchs genau dasselbe sich ergeben, als seien nur wenig Nährstoffe vorhanden (physiologische Nährstoffarmut). Kann die Pflanze aus irgendeinem

[96] Flahault, Ch., La distribut. d. végét. Montpell. 1893.

Grunde, aus Nahrungsarmut oder aus lahmer Wurzeltätigkeit, nur wenig Nährstoffe erreichen, ergibt sich ein Zwergwuchs.

Erwähnt werden mag dann noch die Wirkung des Wasserstandes resp. der Bodentiefe. Steht das Grundwasser dicht unter der Oberfläche (bis 1 dm), so wird der Boden Sumpfvegetation tragen, je tiefer es aber sinkt, desto mehr werden die Pflanzen von den Niederschlägen abhängig, bei den Krautpflanzen tritt dies meist schon bei 1 m Tiefe des Wassers in die Erscheinung, bei Bäumen natürlich viel später, bei beiden erst, wenn das Grundwasser unter die Tiefe, in die die Wurzeln bei der gerade herrschenden Durchlüftungsfähigkeit des Bodens gelangen können, gesunken ist. Gehölze, namentlich unsere Kiefer, sieht man oft Senkwurzeln mehrere Meter tief ans Grundwasser oder doch in die vom Grundwasser befeuchteten Bodenschichten treiben.

Fig. 105. Spargelwurzeln bei *Avicennia*. (Nach Schimper.)

Bei günstigen physikalischen Verhältnissen (also großer Wurzeltiefe) ist es natürlich auch wichtig, ob etwa durch undurchlässige Tonlagen, Felsen usw. der Boden nach unten abgeschlossen wird. Je flacher die pflanzentragende Bodenschicht ist, desto mehr wird die Vegetation von den Niederschlagsverhältnissen abhängig, da bei flachen Lagen meist keine Ansammlung von Grundwasser stattfinden kann, sondern alles Regenwasser abfließt.

Weiter ist von Wichtigkeit, ob das Grundwasser stagniert oder ob es sich bewegt; letzteres kann luftführend sein und selbst bei großer Höhe noch Wald (Bruchwald, Erlen usw.) tragen. Stagnierendes Wasser kann bei uns meist nur Kraut- und Strauchvegetation hervorbringen, in den wärmeren Gebieten finden wir dort auch höhere Gehölze, die allerdings allerhand Einrichtungen zur Durchlüftung der im luftarmen Boden steckenden Wurzeln zeigen (Fig. 105; vgl. auch Mangrove). — Je stärker kapillar ein Boden wirkt, d. h. je größer sein Hebungsvermögen für Wasser ist, desto höher wird das Grundwasser wirksam.

Je durchlässiger ein Boden ist, desto mehr wird er austrocknen, von der jeweiligen Witterung abhängig sein. In Gebieten mit großen oder kleinen Trockenperioden spielt dabei auch seine Hygroskopizität eine Rolle; nicht hygroskopische Böden (die also aus feuchter Luft kein Wasser aufnehmen) werden, wenn sie einmal ganz ausgetrocknet sind,

sehr schwer und sehr langsam wieder feucht, oft nach wochenlangem Regen in einzelnen Teilen noch nicht. Natürlich gehen dabei Wasserleitungsvermögen und Hygroskopizität Hand in Hand.

Die wasserhaltende Kraft des Bodens ist für viele Verhältnisse ausschlaggebend; durchlässiger Boden hat, wie Sandboden usw., eine sehr geringe. Je kleiner das Porenvolumen ist, desto stärker wird (kapillar) das Wasser festgehalten. Lehm und Ton besitzen eine sehr stark wasserhaltende Kraft, Humus (s. S. 244) die stärkste. Ist die wasserhaltende Kraft eines Bodens so groß, daß er mehr Wasser festhält, als die Niederschlagsmenge abzüglich der Verdunstung beträgt, so ergibt sich in ihm (vgl. Torf usw.) ein Überschuß an Wasser: Sumpfbildung. — Die Verdunstung ist in lockeren Böden an der Oberfläche meist größer als in festen; unter dem Schutze einer ausgetrockneten Oberflächenschicht bleibt er dann allerdings lange milde feucht: so ist Sandboden und besonders Geröllboden nach langen Trockenzeiten in geringer Tiefe noch feucht, wenn Lehmböden schon sehr stark ausgetrocknet sind.

Auflagerungen auf dem Boden spielen eine sehr wesentliche Rolle bei der Veränderung der physikalischen Verhältnisse. Die luftabschließende Wirkung des Rohhumus wurde Seite 246 besprochen, aber auch andere Decken, lockerer Laub- und Nadelschutt, sind von Einfluß. Keimlinge können in allen solchen Böden schwer aufkommen, dagegen sind kriechende Pflanzen sehr im Vorteil (näheres vgl. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands); ist die Decke nun gar eine lebende, also etwa eine Moos- oder Zwergstrauch- (etwa Beerkraut-, *Vaccinium*-)Decke, so werden die Wirkungen noch erhöht; zunächst halten alle diese Decken viel Regenwasser fest, welches von ihnen verbraucht wird oder verdunstet, jedenfalls dem Boden und damit den darin wurzelnden Pflanzen verloren geht.

Weiter werden durch Auflagerungen die Wärmeschwankungen usw. verändert, und zwar gemäßigt, das Eindringen stärkerer Kältegrade wird gerade so verlangsamt wie das der Sonnenhitze (daher die Anwendung solcher Decken durch den Gärtner gegen Frost und Sonnenbrand). In ganz ähnlicher Weise regulierend und nivellierend wirkt natürlich auch Schnee; in vielen arktischen Gegenden usw. wäre ohne ihn kaum eine Gehölzvegetation (s. oben S. 227 Fig. 97) möglich. Je mehr Schnee liegt, desto kürzer wird naturgemäß die Vegetationsperiode, da diese ungefähr erst beginnt, wenn der Schnee verschwindet. — Daß die Beleuchtung und die Rückstrahlung dunkler Wärmestrahlen auf bewachsenem Boden gedämpft wird, liegt auf der Hand. — Über die Veränderung der physikalischen Verhältnisse durch Tier-

leben im Boden vgl. Seite 245; in ähnlicher Weise die Oberflächenschichten auflockernd wirken viele kriechende Gewächse, deren Grundachsen bald absterben und Luft- und Wasserröhren hinterlassen, ebenso auch einjährige Kräuter durch die absterbenden Wurzeln.

Ist der Boden irgendwie beschirmt, wie z. B. im Walde, so werden ähnliche Verhältnisse wie bei Auflagerungen eintreten, nur daß die Wirkung der atmosphärischen Faktoren noch mehr gehemmt ist.

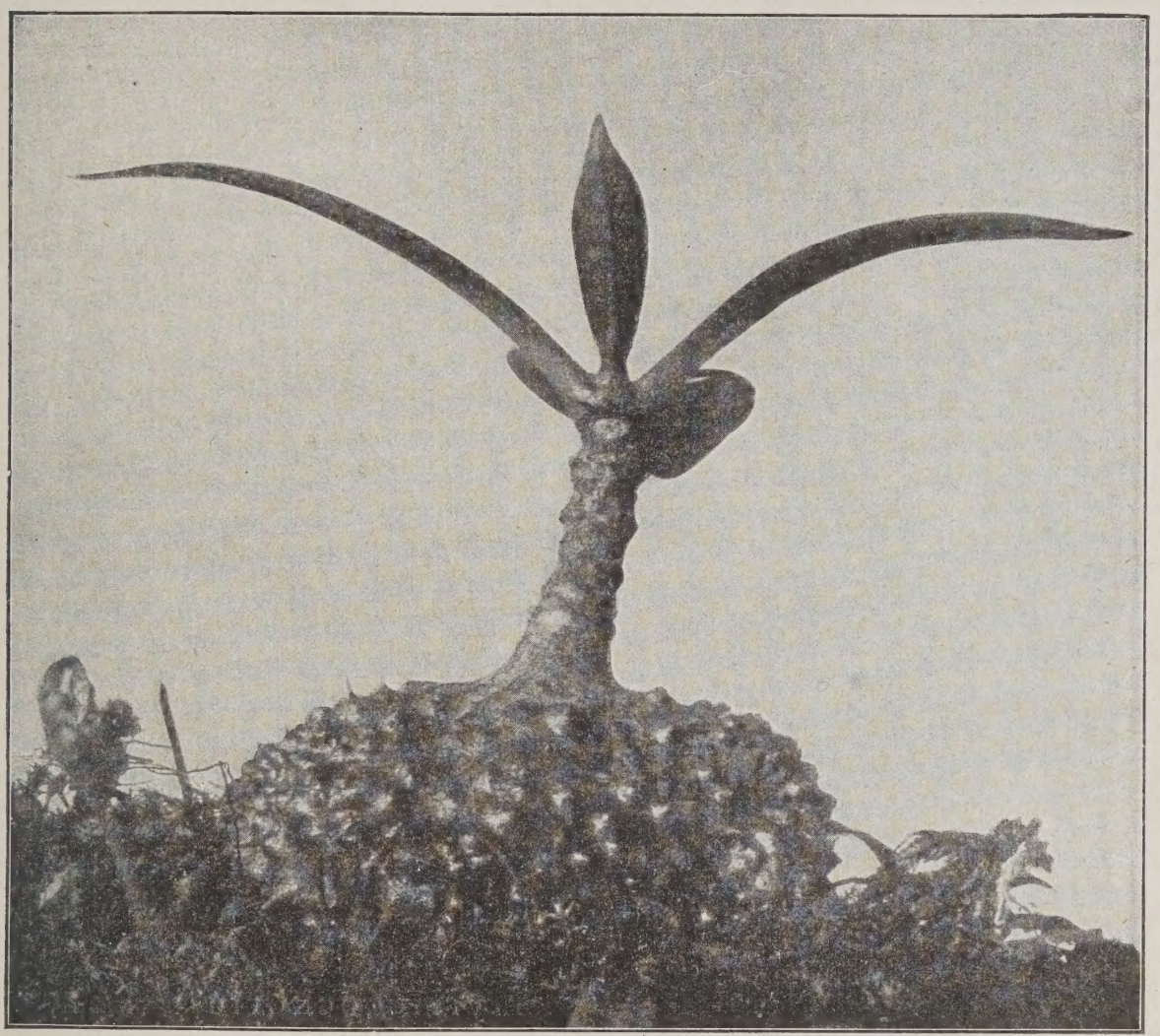


Fig. 106. Ameisenpflanze (*Myrmecodia*), knolliger Stamm als Ameisenbau. (Nach Migula.)

Einige weitere Faktoren

Die Mehrzahl der übrigen auf die Ausbildung der Vegetationsformationen und deren Physiognomie wirkenden Faktoren spielt mehr bei blütenbiologischen Dingen usw. mit. Die Form, die Größe, Farbe usw. der Blüten, die oft eigenartigen Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß oder tierische Räuber und viele andere gehören mehr in das Gebiet der reinen Biologie,[97] wenn sie natürlich auch hier und da

[97] Vgl. Migula, W., Pflanzenbiologie. Leipzig Quelle u. Meyer 1909 usw. — Die Literatur bei Warming, E. 1910. usw.

pflanzengeographisch wirksam sind. Neuerdings sind die vielfachen Beziehungen namentlich der Ameisen zu den Pflanzen nachgewiesen worden. Seit langem schon wußte man, daß in den tropischen Pflanzenvereinen eine Anzahl Pflanzen vorkommen, die den Ameisen Höhlungen zu Wohnungen in und an ihrem Körper schaffen; bekannt ist der knollige Stamm der Myrmekodien (Fig. 106), der von Höhlungen durchzogen einen Ameisenbau darstellt, andere haben hohle gewölbte Nebenblätter, hohle weite Markgänge im Stengel oder in den dicken Dornen (Fig. 107). Ja sogar für Nahrung sorgt eine Anzahl von Pflanzen, so finden sich an den jungen Blättern einiger Akazien kleine stärkehaltige Anschwellungen (Müllersche Körperchen Fig. 108), die von den Ameisen sorgsam abgefressen werden. Da die Myrmekophilie, das Heranlocken der Ameisen, zudem sicher ein Schutz gegen Blattschneideinsekten usw. darstellt, ist es natürlich sehr zweckmäßig, wenn durch die Ausbildung solcher Körperchen die Ameisen veranlaßt werden, stets zu den jüngsten Spitzen der Pflanzen zu wandern. Auch bei uns (*Sambucus, Vicia sepium* usw.) findet man an den Stengeln usw. Zucker absondernde Drüsen, die die Ameisen anlocken.

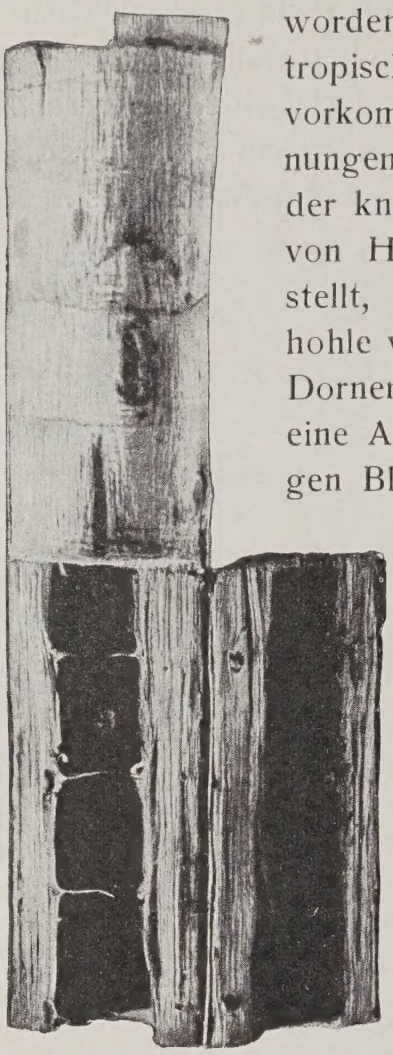


Fig. 107. Ameisenpflanze (*Cecropia*); hohler Stamm mit Ameisenwohnungen. (Nach Diederichs.)

Viel wichtiger für die Pflanzengeographie ist aber die erst in neuerer Zeit wissenschaftlich belegte und untersuchte Myrmekochorie[98] kleinerer Pflanzen; die Samen derselben besitzen irgendwelche Anhangsorgane, die meist fettes Öl enthaltende Körper darstellen. Diese letzteren werden gern von den Ameisen gefressen und irgendwie in Bereich der Ameisen gebrachte Samen solcher Pflanzen

Fig. 108. Akazie mit Müllerschen Körperchen. (Nach Migula.)

[98] Sernander, R., Entwurf einer Monographie der europ. Myrmekochoren. Vet. Akad. K. Sv. Handb. XLI (1906).

(z. B. wohlriechendes Veilchen, Schöllkraut, *Luzula*, *Corydallis* und vieler anderer) wurden von den Ameisen sofort weggeschleppt zu ihren Bauten. Nachdem der betr. Anhängsel verzehrt war, wurden die Samen wieder aus dem Baue fortgetragen. Für einige Pflanzen bedeutet dies ein sehr wirksames Verbreitungsmittel, sicher spielt es auch in den Tropen eine Rolle, ist nur nicht genügend untersucht.

Auch andere Tiere spielen als Pflanzenverbreiter eine große Rolle für die pflanzengeographische Verschiebung der Arten, natürlich in erster Linie Vögel, die bei dem raschen und weiten Fluge namentlich der Zugvögel schon in ihrem Magendarmkanal Samen mit verschleppen können oder auf ihrem Gefieder anhaftende kleine Früchte usw. an ihren neuen Ruheplätzen wieder abstreifen können (vgl. u. a. oben S. 96 Relikte). Auf solche Art sind z. B. vielleicht unsere *Bidens*-Arten aus Amerika zu uns gelangt, wohl sicher die baumbewohnenden *Rhipsalis*, die einzigen Kakteen der alten Welt, nach Afrika und Asien, und neuerdings ist wohl das Auftreten der amerikanischen *Kalmia angustifolia* auf einem hannöverschen Moore (vgl. S. 128), das von *Mulgedium Tataricum* am Sandstrand der Ostsee usw. zu erklären. — Wie der Mensch mit seinen Verkehrsmitteln usw. die Pflanzengrenzen verschob, ist oben S. 129 ff. dargestellt.

Weiter spielt der Mensch als Verwüster der ursprünglichen Vegetation pflanzengeographisch die Hauptrolle. Weite Länderstrecken sind zum Zwecke der Gewinnung von Kulturland usw. ihrer natürlichen Pflanzendecke beraubt, andere durch Abholzung und Abbrennen usw. Die der zerstörten folgende Vegetation entspricht oft nicht wieder der ursprünglichen, auch wenn die Flächen später sich selbst überlassen bleiben (vgl. S. 129 ff.). In den alten Kulturländern, besonders in Europa, sind selbst die Waldungen sehr wesentlich durch die Tätigkeit der Menschen beeinflußt, der vielfach aus dem Natur„walde“ den Kunstwald, die „Forste“, machte. Erst in den letzten Jahrzehnten sind in den alten Kulturländern Bestrebungen wirksam geworden, die zu einem gesetzlichen Schutz der Natur (Naturdenkmalspflege) geführt haben. Überall (Amerika: Yellestonepark usw.) hat man Reservate für die natürliche Flora und Fauna (Naturdenkmäler) geschaffen. In Deutschland war als erster Hugo Conwentz (vgl. S. 213) tätig, der die Staatliche Stelle für Naturdenkmalspflege (Berlin) schuf und für eine umfangreiche werbende Literatur Sorge trug. Neben zahlreichen Einzelschriften gab er die Beiträge zur Naturdenkmalspflege (Berlin,

[99] Vgl. besonders O. v. Bentheim in Graebner, Handbuch der Heidekultur. Leipzig 1904. Derselbe und F. Erdmann in Graebner, Die Heide Norddeutschlands 2. Aufl. Leipzig 1925.

Gebr. Borntraeger) heraus. Sein Nachfolger ist Walter Schönichen, der gleichfalls vielfach literarisch tätig war und neuerdings die von H. Helfer gegründete Zeitschrift „Naturschutz“ (Neudamm, J. Neumann) in neuem Gewande herausgibt. In den Ländern und preußischen Provinzen wirken besondere Kommissionen für den Naturschutz.

Die Umwandlung der Naturwälder in den Kunstwald geschieht durch zwei Dinge. Zunächst war es leider bis jetzt üblich, einen nutzbaren Wald durch Kahlschlag völlig abzutreiben, d. h. den Baumbestand ganz niederzuschlagen. Die Folge ist natürlich, daß die jetzt nachwachsende Generation (ähnlich wie es in der Natur nur bei großen Windbrüchen usw. vorkommt) aus fast gleichalterigen (vgl. unten Warming) Stämmen besteht, während ein Naturwald, ein Urwald, natürlich Pflanzen jeden Alters enthält. Weiter wächst nach dem Kahlschlag[100] entweder die Verjüngung des Waldes selbständig auf, oder auf schlechteren Böden, die ja, da die besseren möglichst landwirtschaftlich nutzbar gemacht werden, einen verhältnismäßig großen Prozentsatz ausmachen, wird der Nachwuchs angesät oder gepflanzt. Sehr vielfach herrscht dann die Tendenz vor, möglichst einen „reinen“ Bestand zu erzielen, dadurch, daß man aus der Verjüngung die beigemischten, besonders die forstlich minderwertigen Holzarten im jugendlichen Alter bei der Durchforstung entfernt oder daß man bei der Saat usw. nur eine Holzart auf die Fläche bringt und dadurch gleich von vornherein den Wettbewerb der anderen möglichst ausscheidet; man erzielt also auch einen gleichartigen (s. unten) Bestand.

Durch beide Maßnahmen wird die Wurzelkonkurrenz, von der schon S. 246 die Rede war, erheblich gesteigert. Gleichalterige, wie besonders gleichartige Pflanzen werden in demselben Boden etwa dieselbe Wurzeltiefe haben, also sich auf begrenztem Raum Nahrung und Wasser streitig machen. Je mehr verschiedene Arten an einer Stelle wachsen, desto besser werden sie sich in das vorhandene Nährstoffkapital teilen (Woodhead[101]). Warming drückt es so aus, daß der Kampf zwischen den „gleichartigen Commensalen“ sehr viel stärker ist als zwischen den „ungleichartigen“.

Die Ungleichartigkeit der einen Bestand zusammensetzenden Arten kann nun so sein, daß die Arten als gleichwertige Bestandteile des Pflanzenvereines sich biologisch dadurch verschieden verhalten, daß

---

[100] Vgl. bes. Lorey, Tuisko, Handbuch der Forstwissenschaft 4. Auflage von Heinr. Weber. Tübingen (H. Lauppsche Buchh.) 1924. IV. Rich. Lang, Forstliche Standortslehre S. 213 ff.

[101] Woodhead, T. W., Ecology of woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. Journ. Linn. Soc. London XXXVII (1906).

sie an den Boden, Wurzeltiefe usw. verschiedene Ansprüche stellen, sonst sich aber gleichartig einfügen (z. B. verschiedene Baumarten in Mischwald, Gräser der Wiese usw.) oder daß die einen von den andern mehr oder weniger abhängig sind. Diese Abhängigkeit kann sehr verschiedenartig sein. Alle niedrigeren kleineren Pflanzen besitzen schon einen gewissen Grad von Anhängigkeit, so der Nachwuchs in den Wäldern, das Unterholz und schließlich die Bodenflora. Nachwuchs und Unterholz fehlen oft in den Wäldern fast ganz, weil die Ausnützung des Bodens durch die größeren Pflanzen, die bestandbildenden Bäume so groß ist, daß für die kleineren nicht genügend Wasser usw. mehr zur Verfügung bleibt. (Näheres vgl. in meiner „Pflanzenwelt Deutschlands"). Fast jede Lebensmöglichkeit, die die großen Pflanzen übrig lassen, wird auch von den Lebewesen ausgenützt. Unten bei der Besprechung der tropischen Wälder ist die Wirkung des Strebens nach dem Lichte angegeben. Schlingpflanzen sind es zunächst, die andere als Stütze benutzen (Fig. 121 u. S. 283), dann auch Epiphyten usw.

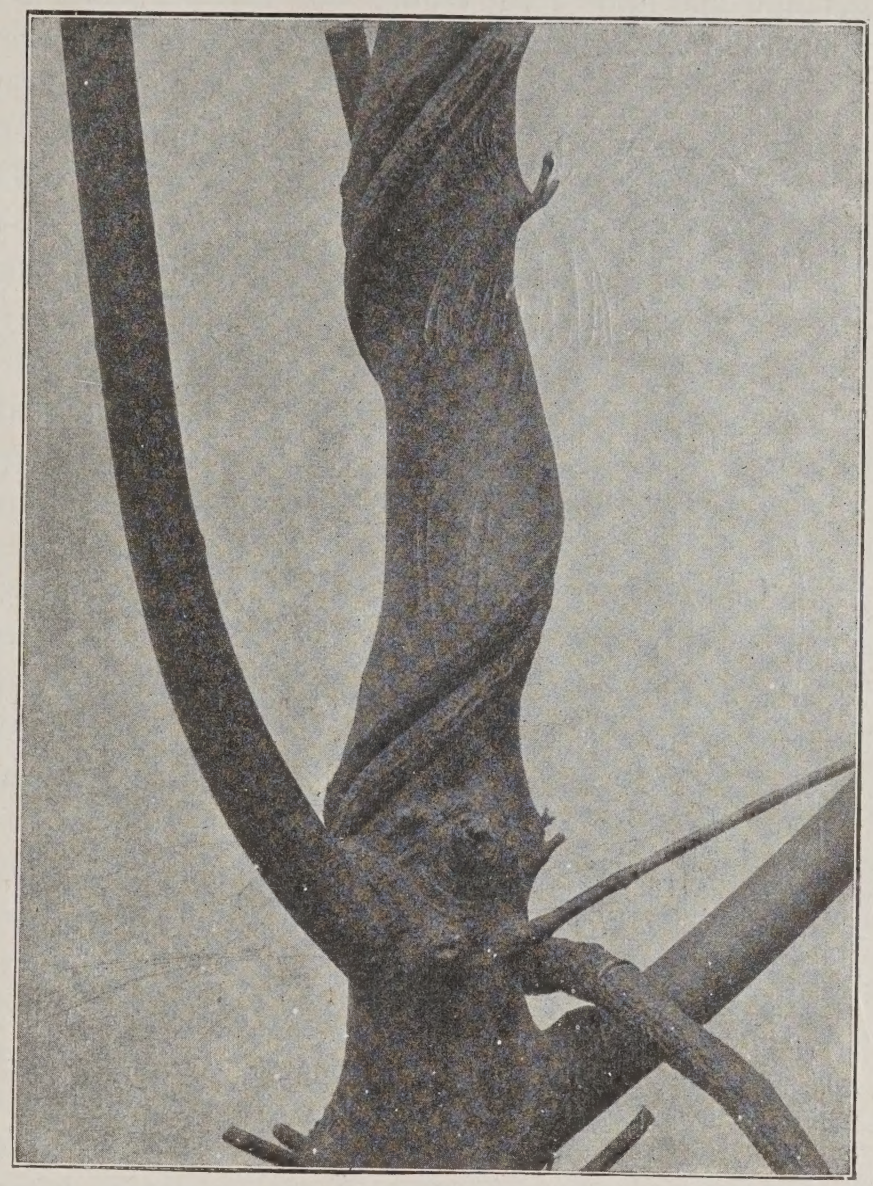


Fig. 109. *Celastrus* einen Ahorn umschlingend und darin einwachsend. (Nach Neger.)

Die Bodenflora der Wälder leidet oft erheblich an Nährstoff- und noch viel mehr an Wassermangel; in trocknen Jahreszeiten muß sie

sich deshalb ähnlich wie die Bewohner der Steppen usw. anpassen, trockne Zeiten zu überdauern. Namentlich wenn der Bestand aus einer Baumart gebildet wird, ist die Bodenflora oft sehr arm (z. B. Buchenwald). Nur im Frühjahr, wenn noch Licht und Luft an den Boden gelangt und die Verdunstung der Bäume noch gering ist, ist eine reichere Bedeckung vorhanden. Ein norddeutscher Buchenwald ist dann sehr blütenreich, aber ähnlich wie in den genannten sommertrockenen Steppenformationen sterben die Blätter usw. bald ab und die Kräuter dauern dann nur noch durch unterirdische Knollen, Zwiebeln, fleischige Grundachsen usw. aus (Fig. 110). Diejenigen, die ihre Blätter während des ganzen Sommers behalten, haben einen schweren Kampf zu bestehen; schlaff und welk liegen sie oft am Boden. — Daß es sich hierbei sehr wesentlich um die Wirkungen der Wurzelkonkurrenz handelt, sieht man aus dem großen Reichtum nicht nur der Mischwälder an Bodenflora, sondern namentlich der Wälder auf steinigem Boden. Im Gebirge, zwischen den Felsstücken, bewegt sich stets Wasser; es trocknet der Boden auch in der größten Hitze nicht aus und jede Pflanze hat so fast ihr eigenes geschütztes Wasserreservoir, ist durch die trennenden Steine vor der Wurzelkonkurrenz der stärkeren geschützt.

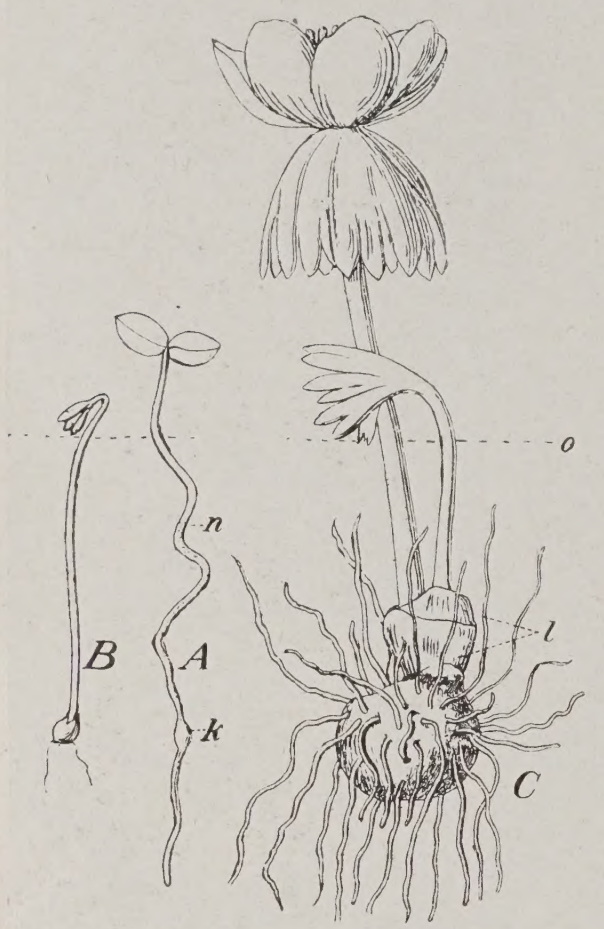


Fig. 110. *Eranthis hiemalis*, Typus einer nur kurze Zeit im Frühjahr grünenden Pflanze des Laubwaldes. (Nach Raunkiaer.)

Eine weitere Form der Abhängigkeit stellen die Epiphyten (Fig. 112) dar. An den Stämmen, Zweigen, ja auf Blättern usw. führen sie ihr Dasein. Auch sie leiden naturgemäß oft Wasser- und Nahrungsmangel (s. S. 261), wenige Pflanzen sind so von dem Klima abhängig, deshalb findet man bei uns auch nur ihrer wenige und fast nur kleine (Moose, Flechten, Algen usw.), nur in feuchteren Gegenden kommen noch einige Farne dazu.[102]

[102] Vgl. Stäger, Rob., Beitr. Schweiz. Epiph. Mitt. Nat. Ges. Bern 1908.

Weit besser gestellt als die Epiphyten sind in bezug auf Nahrung usw. die Schmarotzer oder Parasiten, die ihre Nahrung aus den lebenden Pflanzen oder Tieren (Fig. 112—114) ziehen; solange ihr Wirt noch Nahrung und Wasser hat, haben auch sie davon, gleichgültig, ob sie als grüne Pflanzen selbst assimilieren können (Mistel usw.) oder als blattgrünlose diese Fähigkeit verlieren (s. S. 20 ff.).

Viel verbreiteter und pflanzengeographisch wichtiger sind die ihnen ernährungsphysiologisch nahestehenden Fäulnisbewohner (Saprophyten, Fig. 115), und zwar unter ihnen die den niedriger stehenden Pflanzen gruppen (den Pilzen, Bakterien usw.) angehörigen. Saprophytische Blütenpflanzen (blattgrünhaltige, wie z. B. Wintergrün, oder blattgrünarme oder blattgrünlose, wie Nestwurz, Fichtenspargel usw.) treten zwar auch hier und da in Menge auf, wirken aber im allgemeinen verhältnismäßig wenig bei der Vermehrung organischer Substanz. Wo nicht allzu ungünstige Verhältnisse vorhanden sind (vgl. S. 21 ff.), sind aber Pilze usw. stets an der Arbeit große Mengen assimilierte Substanz in Kohlensäure, Wasser und Mineralstoffe zu zerlegen.

Fig. 111. Epiphytische Orchidee (*Maxillaria variabilis*) aus Mexico. (Phot. Mansfeld.)

Natürliche Veränderung des Pflanzenbestandes ohne klimatische Änderung [103]

Zweifellos reagiert unsere Pflanzendecke ganz außerordentlich stark auf auch nur verhältnismäßig geringfügige Änderungen des Klimas (s. S. 97 ff.), seien es auch nicht einmal schärfer einschneidende Veränderungen der Temperaturen, sondern nur Schwankungen der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge. Ich habe in früheren Arbeiten [104] bereits darauf aufmerksam gemacht, daß verhältnismäßig so geringe und namentlich die allmählich sich abstufende klimatische Verschiedenheiten, wie sie z. B. zwischen dem Osten und dem Westen Norddeutschlands bestehen, doch imstande sind, für zahlreiche Pflanzenarten eine Grenze, und zwar eine scharfe und konstante Grenze, zu ziehen. Eine große, a. a. O. aufgezählte Reihe von Arten, deren Grenze in den untengenannten Büchern auf der Karte eingetragen sind, bewohnt z. T. das südöstlichere Flachland, andere leben dagegen gerade im Nordwesten des betreffenden Landesteiles. Viele von ihnen schließen sich gegenseitig aus oder berühren sich in der Mitte nur auf schmalen Streifen. Ein in seiner Oberflächengestaltung verhältnismäßig so monotones und gleichmäßiges Gebiet wie das norddeutsche Flachland ist gerade für derartige Studien geeignet, weil ja keinerlei Gebirge usw. die Gleichmäßigkeit der klimatischen Abstufung stören, und der Pflanzenwanderung resp. der Samenverschleppung nach allen Richtungen hin keine irgendwie nennenswerten mechanischen Hindernisse im Wege stehen.

Fig. 112. Würzeln der Schuppenwurz saugen aus denen der Erle ihre Nahrung. (Nach Heinricher.)

[103] Graebner, P., Natürl. Veränd. Veget. Form: u. foss. Reste. Zeitschr. D. Geol. Ges. LXII (1910); 32. Ber. Westpr. Bot. Zool. Ver. Danzig (1910). Engl. Botan. Jahrb. IXL (1913) Beibl. 109.

[104] Studien über die norddeutsche Heide in Engl. Jahrb. XX (1895); Die Heide Norddeutschlands, Leipzig 1901, 2. Aufl. 1925; Handbuch der Heidekultur, 1904.

Das Auffallende und Bemerkenswerte an dieser Pflanzenverteilung im norddeutschen Flachlande ist nun, daß nicht nur die von Südost vorstoßenden binnenländischen, also an kontinentales Klima gewöhnten Typen dadurch unter sich im wesentlichen parallele Grenzen erreichen, daß die einzelnen Arten eine verschiedene Empfindlichkeit gegen die Eigenart des feuchteren atlantischen Klimas aufwiesen, also mehr oder weniger weit gegen Nordwesten vordringen konnten, sondern daß ihnen entgegengesetzt die nordwestlichen, atlantischen Typen des maritimen Klimas unter sich und mit denen der binnenländischen Arten

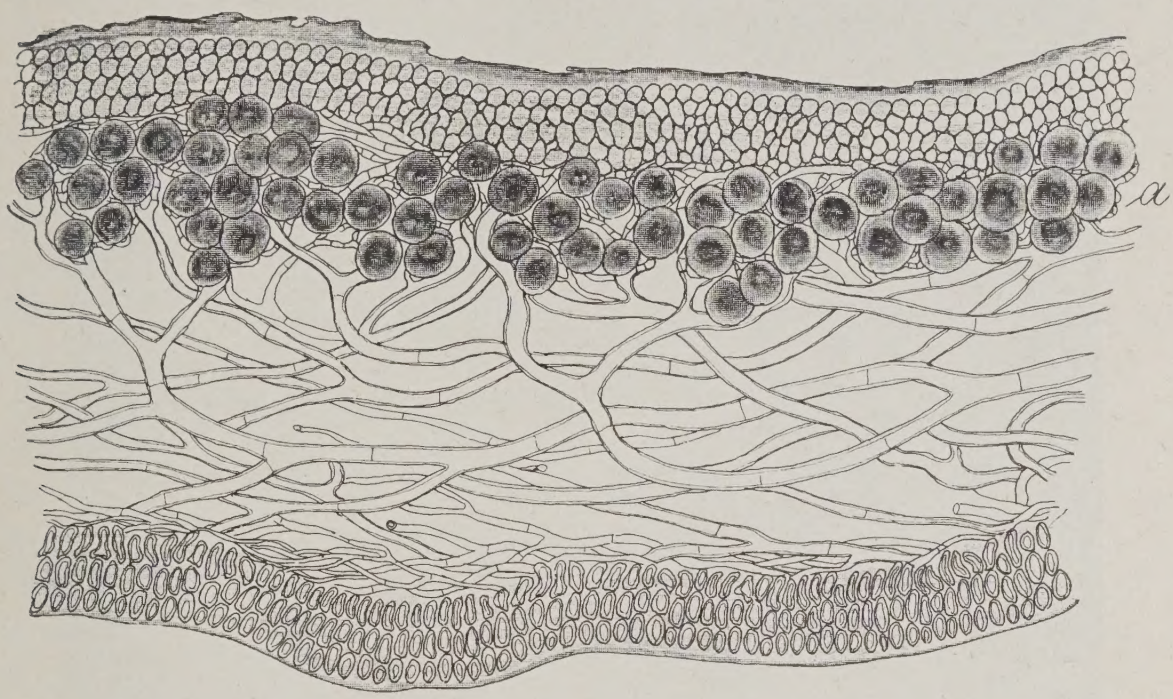


Fig. 113. Querschnitt durch den Körper einer Flechte (*Xanthoria*); die Myzelien des Pilzes saugen die Nahrung aus den eingeschlossenen kugeligen grünen Algen[105]. (Nach Migula.)

parallele Grenzen aufweisen, ja, daß diese im wesentlichen parallelen Nordwest- und Südostgrenzen ganz deutliche Beziehungen zu den Regengrenzen, zu der Höhe der jährlichen Niederschläge und ihrer Verteilung über das Jahr erkennen lassen (vgl. S. 97). Alle hier in Betracht kommenden Arten, die in einem Teile Europas zu den häufigeren (oder doch nicht seltenen) gehören, zeigen in ihrer Verbreitung die Eigenart, daß sie in den Flachlandsteilen, in denen sie eine Grenze erreichen, zunächst ein Gebiet okkupiert haben, in dem sie alle für sie nur irgend geeigneten Standorte bewohnen, wo man ziemlich sicher ist, sie an jeder auch nur annähernd geeigneten Lokalität in größerer oder geringerer Zahl zu finden. Die oben S. 125 ff. erwähnte kompakte Verbreitung und die absolute Grenze kommen hier meist deutlich zur Ausbildung.

[105] Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägeli, Beitr. zur Wiss. Bot. 1860, 1862, 1868. — Die Algentypen der Flechtengonidien. Band 1869.

Auf Grund der wechselnden Wurzelschichten und Ablagerungen, die sich fossil finden, sind sehr vielfach sogar nach dem Schlusse der Eiszeit noch Klimaänderungen (s. S. 88 ff.) angenommen worden; die

Fig. 114. *Utricularia* fängt mit ihren Schläuchen Kaulquappen. (Nach Bath.)

natürliche Veränderung der Vegetationsformationen, wie wir sie noch heute sehen, ist aber oft vernachlässigt worden. Die hauptsächlichsten für die Beurteilung der klimatischen und Vegetationsverhältnisse früherer Perioden verwendeten Vegetationsformationen sind die Pflanzenvereine des Wassers und der Moore, weil in ihnen am besten die

pflanzlichen Reste in einem erkennbaren Zustande erhalten bleiben. Die Vegetation der Gewässer bietet nun aber bei der relativen Unabhängigkeit der Wasserpflanzen von den klimatischen Verhältnissen keine wesentlichen Verschiedenheiten bei geringeren klimatischen Unterschieden. Anders ist es mit den Mooren. Diese können namentlich deshalb als wichtigstes Kriterium gelten, weil ein Teil von ihnen, die Heide- oder Hochmoore, nur von den Niederschlägen leben. Die an den Grundwasserstand gebundenen Wiesen- oder Niederungsmoore werden sich überall finden, wo Wasser zusammenläuft und stehenbleibt, und das kann ja auch in trockneren Gebieten geschehen; echte Heidemoore mit wachsendem Torfmoose *(Sphagnum)* können aber nur da entstehen, wo die Niederschläge genügend groß sind, um dem Moose genug Wasser zu liefern, daher ja auch die Abnahme der Hochmoorbildung nach den trocknen Kontinentalklimaten und der Rückzug der Hochmoorbildung in den trockenen Gebieten in die Wälder. Die normale Schichtenfolge, daß sich auf einem Wiesen- bzw. Niedermoor oder auf dem gewachsenen Boden das Hochmoor aufbaut, kann durch viele Faktoren gestört werden. Zunächst spielt die Schwankung des Grundwasserstandes dabei eine wichtige Rolle, und es ist wohl als sicher anzunehmen, daß nach allen großen geologischen Umwälzungen so auch bei dem Abschmelzen des Inlandeises die Erosionsverhältnisse noch ganz andere waren als jetzt, die Erhebungen zwischen den großen Tälern sind naturgemäß im Laufe der Jahrtausende seitdem immer schärfer durch die Erosion angefressen worden, der Wasserabfluß ist gleichmäßiger geworden. In früheren Perioden werden daher die Änderungen des Gefälles, die Wasserzufuhr und damit der Grundwasserstand an den einzelnen Orten anders gewesen sein als jetzt. — Die Überlagerung eines Hochmoores durch ein Niederungsmoor kann auch durch Überflutung des ersteren erfolgt sein, ein Vorgang, der sich sogar hie und da jetzt infolge von Wasseraufstau abspielt. Auch auf ganz flach gelegenen Mooren kann man ähnliche Dinge beobachten, wenn das Niederungsmoor von einem Gewässer durch-

Fig. 115. Saprophytische Orchidee *(Epipogon)*; blattgrünlos. (Nach Pfitzer.)

flossen war, das mit einem minimalen Gefälle sich in ein größeres ergießt. Schon der schwankende Wasserstand des letzteren kann natürlich einen Rückstau, eine Wiederüberflutung des schon mit Hochmoor oder mit Wald bedeckten ausgewachsenen Niedermoores verursachen, aber die langsam fließenden Flüsse versperren sich selbst nicht selten durch die Ablagerung der mitgeführten Schlammteile den Ausfluß bzw. legen diesen allmählich höher, und auch ihr Bett selbst bzw. dessen Ränder erhöhen sich in der bekannten Weise (Po usw.) so lange, bis bei höherem Wasserstande ein seitlicher Durchbruch erfolgt, der zur Wiederüberflutung des Geländes führt. Die Folge ist, daß die begonnene Formationsbildung wieder durch eine weitere Wiesenmoorbildung abgelöst wird, wenn eine Bewaldung stattgefunden hatte, daß der Wald durch das Wasser oder Moor wieder vernichtet wird. Im letzten Falle wird zwischen den beiden Moorschichten eine Wurzelschicht des Waldes eingelagert erscheinen.

Sehr verbreitet muß die Einwanderung von Torfmoosen und damit die Heide- oder Hochmoorbildung in die Wälder gewesen sein, wie die zahlreichen Wurzeln oder zugespitzten Stämme im Liegenden der Moore beweisen. Es kann dies in zwei Formen geschehen. Entweder siedelt sich das Moos selbständig in den feuchten Wäldern an, wie man dies namentlich in regenreicheren Gebieten beobachten kann, es vermehrt sich und schließt sich bald zu einer Moosdecke zusammen, so den Bäumen die Luft im Boden abschneidend und sie vernichtend. Ein anderer Vorgang, der überall da, wo überhaupt noch Hochmoorbildung stattfindet, vor sich gehen kann, ist die seitliche Einwanderung des Moores. Namentlich dann, wenn das Moosmoor in seinem Wachstum seitlich an eine sich senkende Stelle gekommen ist, so daß jetzt die Wasserbewegung, die in den Moospflanzen eine absteigende ist, den sonst (solange das Moor in einem geschlossenen Kessel wächst) gerade am schlechtesten mit Wasser versorgten Randpflanzen am meisten zugute kommt; dann beginnt der Rand des Moores lebhaft den Abhang herabzuschreiten. Ein Wald, der in seinem Wege steht, wird natürlich umwachsen und erstickt. Bewaldete Senkungen können so bald vom Moore ausgefüllt werden (Oberbayern; Westpreußen).

In den mäßig feuchten Gegenden, in denen eine Bildung wachsender Hochmoore unter freiem Himmel nicht mehr gut möglich ist, und das lebhaft wachsende Moos sich in den Schutz der Bäume zurückziehen muß, wie wir es z. B. vielfach im mittleren und östlichen Norddeutschland sehen, kommt nicht selten eine interessante Schichtenfolge zustande. Das in den Beständen der Kiefer usw. in dichten Polstern aufwachsende Moos umwächst die Stämme so weit, bis die Bäume durch

Erstickung der Wurzeln und des Stammgrundes absterben. Durch den jetzt geschaffenen Einfall des Sonnenlichtes, die verstärkte Verdunstung, wird das Moos in seinem Wuchse stark beeinträchtigt, es bleibt kurz und kümmerlich. Mit der jetzt folgenden starken Entwicklung der dem Moose beigemischten größeren Pflanzen keimen auf dem Boden auch wieder die Baumsämlinge (Kiefern usw.), die, nachdem sie herangewachsen sind, dem Moose wieder Schutz und Schatten spenden, so daß dieses jetzt wieder üppig zu wachsen beginnt, um dadurch wieder sein Zerstörungswerk an den Bäumen einzuleiten, die einige Jahrzehnte lang den Kampf gegen das Moos führen und schließlich, wenn ihr Stammgrund zu tief im Moose steckt, unterliegen. Das sich ergebende Bild ist ein Wechsel von zwei verschiedenen Formationen, fossil von Moos- und Wurzelschichten im Torfe, ohne daß das Klima sich geändert hätte.

Die dem Torfmoose beigemischten höheren Pflanzen zeigen sich in ihrem Verhältnis zum Moose sehr schwankend. Ganz geringe Änderungen in der zur Verfügung stehenden Wassermenge, selbst kürzere, ein oder einige Jahre dauernde sommerliche Trockenperioden vermögen hier eine sehr wesentliche Verschiebung hervorzubringen, worauf wiederholt[106] hingewiesen wurde. Wächst *Sphagnum* stark, so werden Wollgras und all die übrigen Begleiter schwach; wenigstengelig ragen sie aus der Moosoberfläche hervor (C. A. Weber). Sobald aber aus irgendeinem Grunde das Wachstum des Mooses nachläßt, stärken sie sich plötzlich, sie bilden dichte Rasen und Bülten, und zwischen ihnen streben Sträucher (z. B. *Myrica*, *Ledum*), dann oft bestandbildend, auf. In den etwas trockneren Gegenden haben wir natürlich nur so bewachsene Moore. Wie gering aber die Schwankungen der Wassermenge zu sein brauchen, zeigt das Verhalten der Moorränder, die wohl fast alle mit den Kräutern und Sträuchern reichlich bedeckt sind, selbst, wenn die weite Mitte fast kahl erscheint. Die stärkere Verdunstung, die schnellere Wasserableitung usw. dürften es sein, die die Bebuschung an den schräg abfallenden Randteilen der Hochmoore bewirken. Je höher das Moor sich über die Umgebung erhebt, desto breiter wird natürlich der buschige Randstreifen, desto größer wird dessen Fläche im Verhältnis zur Gesamtfläche des Moores. Es muß also bei kleineren Mooren früher, bei großen spät der Zeitpunkt eintreten, wo das ganze Moor mit dem Buschwerk bewachsen ist. Das buschige Moor hinterläßt, ähnlich wie die Übergangsmoore, eine filzige Wurzelschicht.

[106] Weber, P. A., Hochmoor von Augstumal. — Graebner, P., Heide und Moor. Stuttgart 1909.

Ein weiterer Faktor, der beim natürlichen Wechsel der Vegetationsformationen sicherlich eine große Rolle spielt, ist die „Bodenmüdigkeit", jene eigentümliche, dem Landwirt lange bekannte Erscheinung, daß die meisten Pflanzenarten nur einige Generationen gesund und kräftig an derselben Stelle, auf demselben Boden, wachsen können, daß sie dann, selbst, wenn ihnen künstlich Nahrung (Dünger) zugeführt wird, anfangen zu kränkeln, und daß sie durch andere Arten abgelöst werden. Bei den Krautgewächsen zeigen unsere Erfahrungen und Kenntnisse in dieser Richtung, daß die ausdauernden Arten meist von ihren früheren Wohnplätzen in radialer (zentrifugaler) Richtung fortwandern, ihren ehemaligen Standort meiden (Hexenringe), daß die einjährigen an den Stellen ihrer Vorfahren meist bald klein und kümmerlich bleiben, auf dem neueroberten Terrain aber kräftig aufwachsen. Auch bei unseren Waldbäumen glaubt man hie und da schon ähnliches zu beobachten, und bei den großen Zeiträumen, mit denen die geologische Forschung rechnen muß, ist wohl sicher anzunehmen, daß auch ohne Eingriff des Menschen nach einer Reihe von Generationen eine Baumart die andere schwach und kränklich gewordene an den betreffenden Stellen ablöste. Je stärker die Herrschaft der einen Art in einem Lande anfangs gewesen ist, desto auffallender muß naturgemäß ihr Rückschreiten werden. Diese „Wechselwirtschaft", wie sie die Natur uns bei den kleinen Gewächsen alljährlich zeigt, wird ganz sicher auch bei den Siedelungsverhältnissen unserer größten, den Boden am meisten in Anspruch nehmenden Gewächse, den Waldbäumen, stark mitsprechen. Die Ablösung der meist wenig Humus hinterlassenden Laubgehölze durch (etwa anspruchslosere) Nadelhölzer mit reichlicher Humus- und Moosbildung ist jetzt oft beobachtet worden.

Ruhezeiten und Perioden

In den früheren Kapiteln haben wir gesehen, daß durch Kälte, Trockenheit usw., kurz überall da, wo die einzelnen wichtigsten Faktoren ein für die Pflanze zuträgliches Maß nach irgendeiner Richtung überschreiten, zunächst Starrezustände eintreten, schließlich bei steter Wiederkehr der zur Ruhe zwingenden Faktoren Ruheperioden in den regelmäßigen Jahreskreislauf der Vegetationsentwicklung eingeschaltet werden. Zunächst sind diese Ruheperioden oft nicht gleichmäßig über alle Teile der Pflanzen erstreckt, einige Teile können wachsen, während andere sich in Ruhe befinden. Schon bei uns kann man konstatieren, was schon Mohl am Dickenwachstum der Wurzeln des Kirschbaumes im Winter beobachtete, daß unsere Laub-

gehölze während des ganzen Winters, solange es die Temperatur des Bodens einigermaßen zuläßt, neue Wurzeln erzeugen, auch dann, wenn die oberirdischen Teile absolut ruhen. Arn. Engler[107] hat nachgewiesen, daß diese Eigentümlichkeit den Nadelhölzern z. B. abgeht, bei ihnen ruhen auch die Wurzeln völlig.

Bei den oberirdischen Teilen fällt die Zeit der absoluten Ruhe der Winterknospen (Laubknospen für das nächste Jahr) meist in den Beginn des Winters, öfter gar noch mit dem Schluß der Belaubung zusammen. In jener Zeit zeigen erhöhte, selbst sehr hohe, Temperaturen keinerlei Wirkung, sogar in Warmhäuser gebracht, lassen sich viele Pflanzen an einem bestimmten (für jede Art verschiedenen) Zeitpunkt nicht treiben. Vor- und nachher zeigt die Temperaturerhöhung ihre Wirkung. Neuere gärtnerische Erfahrungen[108] haben gezeigt, daß man durch Ätherisieren oder Eintauchen der Organe in heißes Wasser den Ruhezustand beliebig aufheben und die Saftzirkulation einleiten kann. Der Zustand der absoluten Ruhe in einem Organ fällt sicher mit dem Zeitpunkt zusammen, wo das plastische Material in möglichst großer Menge in den wasserunlöslichen Zustand (Stärke usw.) übergeführt ist, und wo es ebenso wie die zu seiner Wiederauflösung (Überführung in zuckrige Lösungen usw.) nötigen Substanzen möglichst wasserarm ist. Die Mobilisierung der letzteren (durch das in seinen physiologischen Wirkungen noch nicht völlig geklärte Ätherisieren usw.) leitet den Prozeß des Wachstums ein.

Der Wiederbeginn des Wachstums ist anfangs langsam, steigert sich aber plötzlich und dann zeigen viele Pflanzen die Erscheinung, daß sie bei viel niedrigeren Temperaturen schon wachsen (vgl. S. 207, die Getreidekörner), als die waren, die sie vorher nicht zu rühren vermochten. Von den Knospen eines Kirschbaumes wächst $^1/_8$ während des Sommers, $^7/_8$ im Frühjahr des Austreibens (Frischgewicht; das Trockengewicht verhält sich wie $^1/_4$ zu $^3/_4$; also reichliche Wasseraufsaugung). Da 100 Knospen im Frühjahr im Durchschnitt etwa 6 g wachsen, so muß ein Baum, um die nicht zu hohe Zahl von 200 000 Blütenknospen zu entwickeln, aus seiner Reservesubstanz (da er ja um die Zeit noch kaum assimiliert) dafür 12 kg Trockensubstanz aufwenden (Schimper). Askenasy[109] gibt eine

---

[107] Engler, Arn. Unters. Wurzelwachst. Holzarten. Mitt. Schweiz. Zentralanst. fortl. Vers. Wes. VII (1903).

[108] Näheres vgl. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten I. 5. Aufl. — Friedl Weber hat (Verh. Dt. Bot. Ges.) neuerdings sehr interessante Versuche gemacht.

[109] Askenasy, E., Jährl. Periode d. Knospen. Bot. Zeitg. XXXV. 1877. — Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse in Pringsh. Jahrb. XXII (1894).

Tabelle, wieviel Zeit Kirschenzweige brauchen, um die erste Blüte zu entfalten, also im wesentlichen zum Aufarbeiten des ebengenannten Quantums im Dezember 27 Tage, am 10. Januar 18 Tage, am 2. März 12 Tage und am 3. April nur noch 5 Tage.

Bei diesen Perioden spielt noch wie bei den früher besprochenen die unmittelbare Einwirkung des Klimas hinein, resp. sie zeigen sich in unseren Breiten als Anpassungen an diese Verhältnisse. Das trifft bei uns im wesentlichen auch für den Laubfall zu, wenngleich man auch hier beobachten kann, daß er bei vielen Gehölzen zur bestimmten Zeit auch eintritt, wenn in außergewöhnlich warmen Herbstzeiten noch keine starke Temperaturerniedrigung, kein Frost, eingetreten ist. Je mehr die Wintereinwirkung in den wärmeren Klimaten verschwindet, desto mehr tritt dies hervor, dort ist (bes. in den Tropen) der Zeitpunkt etwa dadurch bezeichnet, wenn die Pflanze die größte Menge der Assimilate (Schimper) enthält, und zwar diese in möglichst wasserunlöslichem Zustande, meist in Form von Stärke;[110] bei Nadelhölzern, Birken, Linden usw. wird aber im Herbst die ganze Menge der Stärke (bis zum Frühjahr) in Fett umgewandelt (Fettbäume, Russow). Ist noch Sommer und Winter bemerkbar, bedeutet der Laubfall meist (!) das Herbstmaximum des Assimilate-Gehaltes.

In jenen Gebieten, in denen wie im tropischen Regenwalde keinerlei erzwungene Perioden vorhanden sind, läßt sich die unabhängige Periodizität am besten studieren. Namentlich treten dort die Ruhezeiten für bestimmte Funktionen klar in die Erscheinung (Volkens a. a. O.), während andere Lebensäußerungen unbeeinflußt davon fortdauern (s. oben, Wurzelwachstum). Der tropische Wald besteht zum großen Teil aus periodisch belaubten Arten, ohne daß sich in dieser Periodizität Beziehungen zur Jahreszeit finden ließen. Die Intervalle des Laubfalles sind sehr verschieden, man hat sie von 1 bis zu 6 Jahren beobachtet. Dabei ist besonders bemerkenswert, daß die Bäume einer Art sich zu ganz verschiedener Zeit entlauben und auch wieder belauben. Nicht selten sieht man die Ent- und Belaubung an den Ästen eines Baumes zu verschiedener Zeit eintreten (ähnlich bei uns die Wiederbegrünung einzelner Äste an zu früh entlaubten [durch *Tetranychus* usw.] Straßenbäumen usw.). — Auch bei den immergrünen stets treibenden Gehölzen läßt sich plötzlich die Entwicklung sehr zahlreicher junger Triebe, eine Steigerung des Zuwachses beobachten, dann wieder eine Abnahme und so stete Periodizität (vgl.

[110] Vgl. auch Volkens, G., Laubfall und Lauberneuerungen in den Tropen. Berlin 1912.

Schimper S. 262ff.; Volkens). Für die Laubfallperioden spielt auch sicher die Aufhäufung der Exkretstoffe, die beim Stoffwechsel entstehen und bei uns in den herbstlichen Blättern abgeworfen werden, eine Rolle, auch für den Tropenbaum bleibt der Laubfall fast das einzige Mittel, sich ihrer zu entledigen.

Für die Blütenentwicklung lassen sich ganz ähnliche Tatsachen anführen. Eine ganze Anzahl Tropengewächse blüht das ganze Jahr, und in wärmere Klimate verpflanzte Gehölze blühen dort zweimal oder auch dauernd; das erstere ist bei unseren Obstgehölzen (Birnen usw.) im Mittelmeergebiete!, das letztere z. B. bei den Ölrosen usw. der Fall. Besonders interessant war eine *Clivia nobilis* in der Zimmerkultur; diese blühte anfangs stets im März; nur durch vegetative Teilung vermehrt, verlegten die einzelnen Individuen ihre Blütezeit, die Pflanzen blühten nach über 20jähriger Zimmerkultur vom Winter (Dezember) bis in den Juli. Ähnlich sind in den Tropen neben solchen Pflanzen, die außer einer Hauptblühtezeit dauernd Blüten entwickeln, solche zu finden, deren einzelne Individuen zu bestimmter Zeit blühen, mitunter sind es aber nicht jedes Jahr dieselben Individuen zur selben Zeit. Öfter blühen auch einzelne Äste zu verschiedener Zeit, wie es z. B. beim Mangobaum bekannt ist; Fritz Müller[111] erwähnt aus Blumenau in Brasilien einen *Ficus*, dessen Äste zu verschiedener Zeit fruchteten.

Neben dieser Ausdehnung der Blütezeit kommt auch eine Beschränkung resp. eine Präzisierung des Zeitpunktes vor, die in ihren Ursachen noch nicht aufgeklärt ist, so beobachtete Treub, daß von der epiphytischen Orchidee *Dendrobium crumenatum* sämtliche Exemplare auf weite Entfernung an einem Tage ihre Blüten öffneten, ähnliches berichteten Volkens u. a. — Ebenso rätselhaft bleibt es, daß gewisse Bambuseen[112], deren einzelne Exemplare durch ihre reichliche Grundachsenvermehrung erst jahrelang wachsen und einen ganzen Bestand bilden, ohne auch nur eine Blüte zu entwickeln, dann nach langer Zeit; man hat 13 bis 32 Jahre beobachtet, bedeckt sich der ganze Bestand mit Blüten, erzeugt reichlich Früchte und stirbt ab. Dasselbe war an einigen der im Freien auspflanzten Bambuseen in Kew zu sehen! und kommt nach Stapf (mündlich) dort öfter vor; andere Arten blühen alljährlich etwas.

Während an manchen Gehölzen Blütezeit und Blattentwicklung

---

[111] Müller, Fritz, Engl. Bot. Jahrb. (1882) 392.

[112] Brandis, D., Forest Flora of India; Spezifische Individualität in dem Eintritt und in der Dauer der Blütezeit bei Phanerogamen. Sitzber. Niederrhein. Ges. Bonn 1889.

in keinem Zusammenhange zu stehen scheinen, zeigt sich bei vielen laubwechselnden Gehölzen, daß die blühenden Zweige (z. B. bei *Firmiana, Meliosma*) sich später belauben als die sterilen; bei uns kann man (z. B. an Straßen) einen ganz ähnlichen Vorgang beobachten, daß z. B. bei der Berg-Rüster *(Ulmus scabra [montana])* diejenigen Pflanzen, die nicht blühen oder die männlich funktionieren (keine oder sehr wenig Früchte ansetzen), sich sehr früh belauben; die reichlich fruchtenden Pflanzen oder einzelnen Äste aber erst dann eine energische Laubentfaltung zeigen, wenn die reifen Früchte abgefallen sind, sie stehen dann nochmals fast kahl. — Bemerkenswert ist auch der von Schimper berichtete Fall, daß auf Java manche Bäume *(Schizolobium)* immergrün sind, bis sie Blüten erzeugen, dann werden sie laubwechselnd.

Eine natürliche Einteilung und Darstellung der Vegetationsformationen ist äußerst schwer. Die meisten Schriftsteller haben es vorgezogen, den Wassergehalt des Bodens als Haupteinteilungsprinzip zu verwenden. Für die Tropen usw. mag dies auch im wesentlichen das Richtige treffen, für die gemäßigten und kalten Klimate indessen nicht; es werden dabei so verschiedenartige Pflanzenvereine wie z. B. Niederungs- und Hoch- [Heide-] Moor (s. S. 244 ff.), die oft kaum eine Pflanze gemeinsam haben, zusammengezogen, weil sie beide naß sind, dagegen z. B. Hochmoor und Heide mit der überwiegenden Mehrzahl übereinstimmender Arten auseinandergerissen. Ich habe es deshalb (vgl. Pflanzenwelt Deutschlands u. Warming 2. Aufl.) stets vorgezogen, die Höhe der Stoffproduktion während der Vegetationszeit zugrunde zu legen, also solche Vereine zusammenzufassen, bei denen **während der** längeren oder kürzeren **Vegetationsperiode die chemischen und physikalischen Verhältnisse des Bodens günstig** sind, so daß also während dieser Zeit ein energischer Zuwachs erfolgen kann. Ihnen gegenüber stehen Pflanzenvereine, bei denen dies nicht der Fall ist, denen also entweder die allgemeine Nahrungsarmut im Boden, oder physiologische Hemmungen (Luftarmut, Säuren usw. s. S. 245 ff.) auch trotz der etwa herrschenden günstigen klimatischen Verhältnisse auch während der Vegetationsperiode nur einen geringen Zuwachs gestatten. Bei den ersten werden selbst bei kurzen Vegetationsperioden (z. B. infolge langer sommerlicher Dürre) die erzeugten Triebe kräftig

[113] Für diesen Abschnitt vgl. auch besonders Lang, Rich., Forstliche Standortslehr (Forstliche Geologie) in Lorey, Tuisko, Handbuch der Forstwissenschaft. 4. Aufl. von Heinr. Weber. Tübingen (Lauppsche Buchh.) 1924.

und derb sein, bei den letzteren auch bei langem Wachstum dünn (Heideformationen).

Die beiden sich jetzt ergebenden Formationsgruppen lassen sich dann leicht nach dem Wassergehalt einteilen, so kommen zwei natürliche Reihen zustande, deren Vertreter sich durch die Bodenfeuchtigkeit unterscheiden und unmerklich ineinander übergehen, durch zahlreiche gemeinsame Pflanzen miteinander verbunden sind. Die trocknen mögen zuerst, die nassen zuletzt besprochen werden.

Steppenartige Pflanzenvereine

Hierunter sind solche Pflanzengemeinschaften zusammengefaßt, bei denen die höchste Stoffproduktion (also die Waldbildung) durch eine während der Vegetationszeit herrschende Dürreperiode verhindert wird; in den gemäßigten Klimaten sind also mit dem Winter zwei erzwungene Ruheperioden vorhanden.

Die **Wüsten** (s. S. 57, 159 ff., 180 ff.)[114] seien als ausgeprägteste Formation dieser Gruppe vorangestellt, in ihnen herrscht nur wenige Wochen im Jahre eine für den Pflanzenwuchs genügende Feuchtigkeit, während des übrigen Jahres herrscht Dürre. Hier sind die bei der Besprechung der Wirkung der Trockenheit angeführten Schutzeinrichtungen am stärksten ausgeprägt. Der Boden der Wüsten kann sehr verschiedenartig sein, es gibt Sand-, Gesteinswüsten und auch solche auf schwerem Boden. Für die kurze Zeit der Feuchtigkeit liefert er eine große Produktion, wenn nicht noch andere Hemmungen (Salz) dazukommen. Während der Trockenperiode ist er nicht fähig Pflanzen zu ernähren, man hat in ihm nicht selten bis über 50° (ja sogar bis über 80°) Wärme gemessen. Die Trockenheit der Luft ist dann auch sehr bedeutend, sie steigt bis auf nur 10 % relativer Feuchtigkeit bei der erwähnten Lufttemperatur, die Abkühlung des Nachts geht in einigen von ihnen bis auf unter 0° (vgl. S. 158).

Außer einigen strauchigen Gewächsen, die sich zu Beginn der Regenzeit belauben, sind Zwiebel- und Knollengewächse, sowie einige einjährige Arten die charakteristischen Bewohner. Von den letzteren bringen es einige (z. B. *Odontospermum pygmaeum* [Fig. 70]) fertig, mit der den Wüstenpflanzen eigentümlichen schnellen Entwicklung

[114] Außer den a. a. O. genannten Arbeiten vgl. Massart, Voy. bot. Sahara. Bull. Soc. Bot. Belg. XXXII (1898). — Jönsson, Kenntn. anat. Wüstenpfl. Lunds Univ. Arsskr. XXXVIII (1902). — Spalding, Biol. rel. desert shrubs Bot. Gaz. XXXVIII (1904). — Mac Dougal, Desert Basins Colorado Delta Bull. Amer. Geogr. Soc. 1907.

ihren ganzen Lebenslauf in wenig über 1 Monat zu vollenden. Auf eine Merkwürdigkeit sei dann noch hingewiesen, die uns auch bei den Steppen wieder begegnet, nämlich, daß zur Zeit der Fruchtreife die Blütenstände oder auch die ganzen Pflanzen vom Winde losgerissen werden, sich mit ihren spreizenden Ästen gegenseitig festhalten und so oft zu großen Ballen vereinigt vom Winde über die Fläche gejagt werden (Steppenläufer); dem Steppenlaufen steht die oben Seite 229 erwähnte Hygrochasie[115] die Samenverbreitung bei Beginn der Feuchtigkeit (s. die Rosen von Jericho; Fig. 70, 94) zur Seite, beide Erscheinungen finden sich indes nicht vereinigt.

Steppen und Prärien (Savannen usw. s. S. 149, 154, 161 ff.) sind in ihrer typischen Entwicklung durch eine längerandauernde Feuchtigkeitsperiode von den Wüsten ausgezeichnet. Die niederfallende Regenmenge kann sehr gering, kann aber auch sehr bedeutend sein, in einigen Prärien Nordamerikas sollen nur wenig über 5 dm Regen fallen, in anderen Gegenden herrschen zur Regenzeit die günstigsten Vegetationsverhältnisse, die Dürre ist dann später aber so stark, daß alles vertrocknet. Der Nährstoffreichtum des Bodens zeigt sich auch hier darin, daß die Sprosse, so lang oder kurz sie bei der betr. Feuchtigkeitsdauer werden, kräftig und stark sind. Der Boden kann wie bei den Wüsten sehr verschiedenartig sein, Sand, Lehm oder Steine.

Die typischsten Steppen sind die, bei denen nur Niederwuchs ausgebildet ist (keine Bäume); neben einjährigen Arten, die in manchen Gebieten sehr stark entwickelt sind, sind es Gräser und andere Stauden, deren Grundachsen, die oft knollig oder zwiebelartig sind, im Boden ausdauern, bei ihnen finden wir sehr oft die oben Seite 212 erwähnte „Tunica", die toten Blatteile schützen die lebenden Knospen usw. Fast stets aber finden sich zwischen den Kräutern, oft sich nicht weiter als diese über den Boden erhebend, Sträucher, oft stachelige. Wo die Verhältnisse besser sind, bildet zunächst das Strauchwerk dichte Bestände, und schließlich sprießen vereinzelte Bäume auf, die bei dichterem Stande den Übergang zum Walde vermitteln.

Bei sehr vielen Steppenpflanzen fällt die Blütezeit in das Frühjahr (Grasflurklima Schimpers s. S. 149 ff.), besonders bei denen der gemäßigten Zonen, wo neben der sommerlichen Ruheperiode eine winterliche dazu kommt; andere Arten, namentlich Sträucher benutzen dann aber die Herbstfeuchtigkeit zum Blühen. Über die wich-

---

[115] Aschers on, Hygrochasie Ber. D. Bot. Ges. X (1892).

tigsten Pflanzen ist bei der floristischen Pflanzengeographie gesprochen worden; bis nach Deutschland hinein ragen nur ziemlich geringe Reste der eigentlichen Steppenflora, unsere Vegetation der sonnigen (pontischen) Hügel (Fig. 116) trägt zwar hier und da ausgeprägt den Charakter der Steppenflora, aber doch immer nur auf kurze Strecken, während die typische Steppe sich meilenweit ausdehnt. Nur durch Wasserzufuhr läßt sich solche Steppe oft in ein grünendes und blühendes Land verwandeln.

Viele Steppen, namentlich die Prärien Nord-Amerikas, dann aber

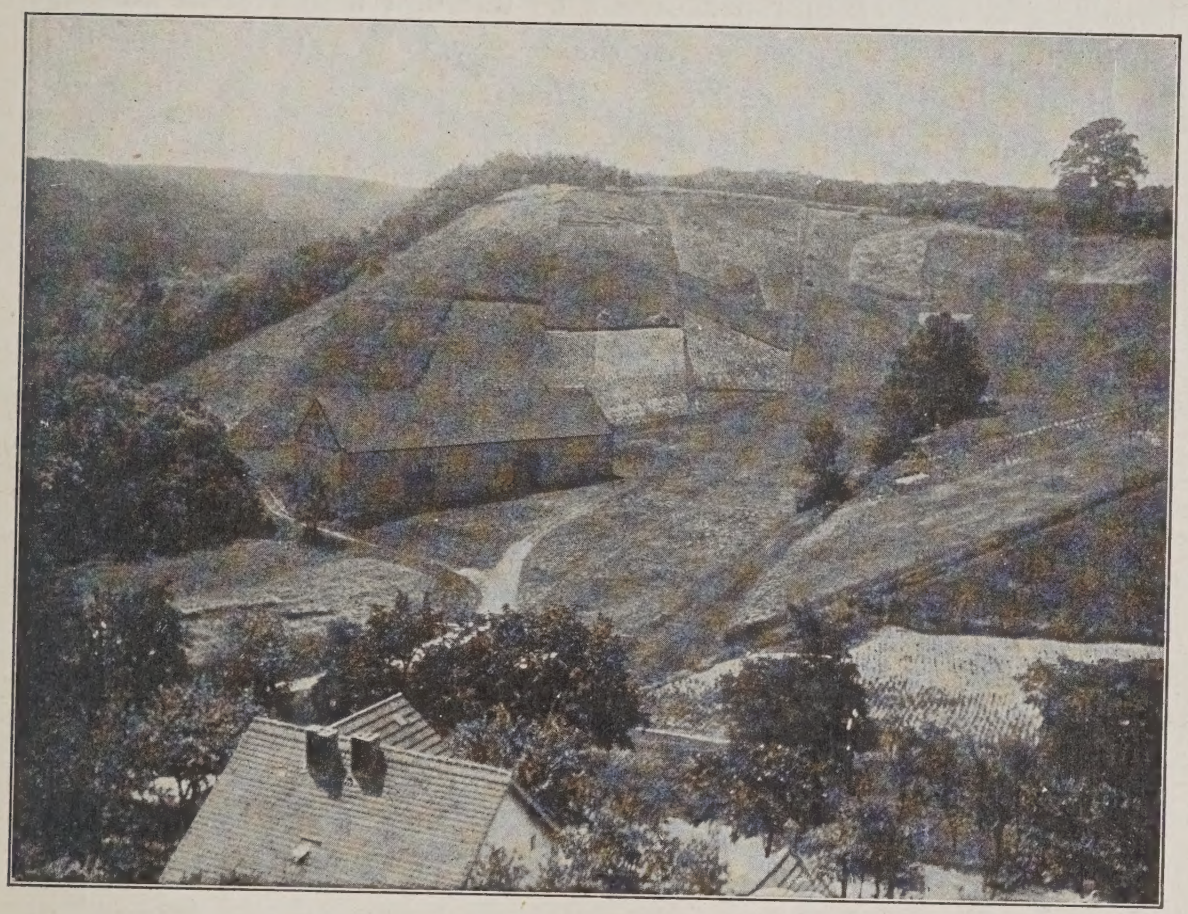


Fig. 116. Typischer sonniger Hügel an der Oder. (F. G. Meyer, phot.)

auch zentralasiatische Steppen zeigen als echte Bewohner kontinentaler Klimate mitunter ähnliche Temperaturkontraste wie die Wüsten, nur daß neben den heißen Sommern mit auch oft kalten Nächten in den gemäßigten Klimaten noch die kalten Winter mit Temperaturen bis zu -40^0 zur Wirkung kommen. In diesen Steppen treten meist, sofern die Sommertrocknis sehr stark ist, die einjährigen Pflanzen ganz zurück, der Boden ist locker oder dicht mit Kräutern- und Strauchwerk bedeckt. Für die in vielen Steppengebieten verbreitete Form der Kraut- und Halbstrauchsteppe, die durch den oft dichten und namentlich niedrigen Wuchs der sie zusammensetzenden Pflan-

zen oft äußerlich der Heide ähnlich sind, ist hie und da in der Literatur die Bezeichnung Steppenheide[116] aufgetaucht. Bei den grundsätzlich verschiedenen, ja sich wiedersprechenden Lebensbedingungen der Steppe und Heide scheint ein solcher Ausdruck wenig glücklich und leicht zu Verwechslungen und Vermengungen führend. Die Pflanzen sind fast durchweg echte Steppenpflanzen.

Die angedeutete Vielgestaltigkeit der Steppenformationen auf der Erde bringt natürlich auch eine sehr große Verschiedenartigkeit ihrer physiognomischen Bilder hervor. Es ist unmöglich hier auch nur eine Aufzählung der Typen zu geben (näheres vgl. Warming, Oecology of plants, Lehrbuch der ökolog. Pflanzengeographie 3. Aufl.), die wichtigsten wurden bei der Besprechung der Florenreiche charakterisiert. Die Literatur über diese Vegetationsformationen ist gleichfalls unendlich groß (vgl. Warming a. a. O.).

Der Steppenformation sich unmittelbar anschließend ist die Vegetation der Binnendünen; durch die große Feuchtigkeitsschwankung im wenig wasserhaltenden Sande reicht auf ihnen die Steppenvegetation oft weit in die Waldgebiete hinein. Die Sandvegetation ist von der der Steppen mit schwerem Boden durch das Überwiegen lang im Boden kriechender Gewächse ausgezeichnet, wie es ähnlich ja auf allen Sandformationen zu beobachten ist.

Die **Felsenvegetation**[117] mag hier gleichfalls behandelt werden, weil sie in allen exponierten Lagen, wo also nicht Wald das Gelände bedeckt, wenigstens in ihren oberirdischen Teilen stark der Trockenheit und Hitze ausgesetzt ist, da sich die der Sonne ausgesetzten Felsen naturgemäß stark erhitzen. In wärmeren Ländern tragen diese Felsen meist eine echte Steppenvegetation, die wie oben erwähnt selbst wüstenartig werden kann; Dornsträucher wie in Asien sind oft die charakteristische Bedeckung. Wo aber die Trockenheit d. h. auch die absolute Regenarmut nicht allzu groß ist, hält sich in den Spalten des Gesteins immer etwas Feuchtigkeit, so daß die Pflanzen selbst dann, wenn die Lufttrockenheit die größten Ansprüche an die Verdunstung stellt, der Verdunstungsschutz also stark ausgeprägt ist, in dieser Beziehung denen der Steppen mit losem Boden gegenüber günstiger ge-

---

[116] Stebler u. Schröter, Beitr. Kenntn. der Matten u. Weiden der Schweiz. 1889; 1892.

[117] Vgl. u. a. Eichler, J., Gradmann, R. und Meigen, W., Ergebnisse der pflanzengeographischen Durchforschung von Württemberg, Baden und Hohenzollern VII (1926).

stellt sind (vgl. S. 273). Je höher sich die betreffenden Felsen in den Gebirgen befinden, oder je näher sie den Polen liegen, desto mehr kommt die Einwirkung des Winters bei der gesamten Vegetation zum Ausdruck. Je mehr man sich kälteren Klimaten nähert, desto mehr verliert im ganzen die Felsenvegetation den Charakter einer trockenheitliebenden. Man müßte sie deshalb unter den feuchteren Formationen nochmals erwähnen, es würde das aber viele Wiederholungen bringen. Vielfach überwiegt schon in unseren Gebirgen (Edelweiß, Edelraute usw.) der Schutz der Filzbekleidung zur Abwehr der Temperaturschwankungen den zur Herabsetzung der Verdunstung.

Die echten Felsenpflanzen, namentlich solche trockener Gelände haben meist eine tiefgehende Pfahlwurzel und öfter erst in größeren Tiefen Seitenwurzeln. Je stärker zerklüftet der Fels aber ist, desto mehr entwickeln sich kriechende Grundachsen, die im Geröllboden schon sehr ausgeprägt sind. Die Vegetationsverhältnisse bringen es mit sich, daß die Pflanzen zumeist ausdauernd sind, nur im Frühjahr findet man in den warmen Ländern (z. B. Macchia) einjährige Pflanzen zahlreich. Die Blütezeit fällt gleichfalls überwiegend in das Frühjahr. — In den wärmeren Ländern sind die Felsen meist mit Strauchwerk, je nach der Feuchtigkeit hoch oder niedrig, bedeckt (Macchia,[118] Garrigue[119] des Mittelmeergebietes, s. S. 147 ff.) usw. Auf den Hochgebirgen und im arktischen Gebiete sind meist Zwergsträucher und Kräuter die Bestandbildner, an trocknen Felsen oft nur Flechten und Moose.

Durch **Gebüschformation und trockene lichte Wälder** wird der Übergang zur nächsten Formationsgruppe geschaffen. Schon bei uns finden wir im Weißdorn *(Crataegus)*, Sanddorn *(Hippophaës)*[120] usw. solche Pflanzen, die an sehr trockenen Geländen den Boden bedecken; stellenweise in Gebirgen sind es *Rhododendron*, Weiden oder auch verkrüppelte Baumarten,[121] in tropischen Ländern Palmgebüsche,[122] Bambusgebüsche, Akaziengestrüpp, überhaupt Dornbusch-

---

[118] Aus der reichen Literatur siehe Kerner, Österr.-Ung. Pflanzenw. Die Ö.-U. Monarch. II. 1. Wien 1886 (dort auch andere Formationen). — Willkomm und Beck in Engler-Drude, Veget. der Erde. — Adamović, Pseudomacchie. Verh. ZB. G. Wien LVI (1905) — Rikli in Karsten u. Schenck, Veget. bilder V. 6. (1907). Guttenberg, Anatom. phys. Unters. Laubbl. Medit. Engl. Jahrb. XXXVIII (1907).

[119] Flahault, Herboris. II Garigues Journ. de Bot. II (1888); Distr. vég. Languedoc. Montpellier 1893.

[120] Warming, Dansk. Planteväxt II Klitterne 1, 2; (1907—1910).

[121] Adamović, Die Sibljak-Formation Engl. Jahrb. XXXI (1902). Die Sandsteppen Serbiens Engl. Jahrb. XXXII (1904).

[122] Mayr, Waldungen Nord-Amerikas (1890).

land[123] usw. Die trocknen Wälder sind sehr häufig von Nadelhölzern zusammengesetzt, namentlich Kiefern (*Pinus*) sind bei uns und auch anderwärts an solchen Orten zu finden, in Mittelmeergebieten sind schon an ähnlichen Stellen auch Laubwälder (immergrüne Eichen, Ölbäume) zu finden, überhaupt ist in wärmeren Ländern ihre Zahl sehr groß; immergrüne (*Eucalyptus* Australiens), fast blattlose und auch vielfach laubwechselnde Wälder treten so auf.

Pflanzengemeinschaften auf mäßig feuchtem Boden,

der auch in den Trockenperioden genügend Feuchtigkeit zur Erhaltung und Weiterbildung der Pflanzen besitzt. — Diese Böden würden bei nicht allzu ungünstigen (kalten) klimatischen Verhältnissen sämtlich Wälder tragen, wenn nicht durch bestimmte Faktoren das Heranwachsen der Waldbäume an manchen Orten gehindert würde. Es ergeben sich dadurch folgende untereinander sehr unähnliche Unterabteilungen.

A. **Pflanzenvereine mit Hemmung des Waldwuchses** und zwar kann diese Hemmung eine künstliche oder eine natürliche sein.

Die **Kultur- und Halbkulturformationen** verdanken ihr Dasein dem Menschen, seiner direkten Tätigkeit und seinen Haustieren.[124] Mit dem Beginn der Viehzucht und besonders des Ackerbaus wurden große Flächen der natürlichen Vegetation entzogen. Möglichst natürlich an nicht zu nassen, aber auch nicht an dürren Orten fand die Ansiedelung statt und die Formationen, die den größten Jahreszuwachs zeigten, also besonders Wälder wurden zu Äckern und Gärten umgewandelt. Durch künstliche Zufuhr von Pflanzennährstoffen (Dünger) wird die denkbar höchste Produktion erzielt. Dadurch, daß alljährlich die Erdoberfläche durch Pflug oder Spaten verletzt wird, werden der Vegetation eigenartige Bedingungen gestellt. — Außer den direkt genützten Stellen bleiben neben dem Kulturlande und den Gebäuden noch unbebaute Flächen liegen, die vom Menschen und dem Vieh betreten werden, daher nicht zur natürlichen Vegetation zurückkehren können, die sogenannten Ruderalstellen. Durch Grasnutzung und Weide wird gleichfalls die natürliche Vegetation ferngehalten (s. Pflanzenwelt Deutschlands).

---

[123] Warburg, Veget. Ostasien Engl. Jahrb. XVII (1893). — Passarge, Adamaua Ber. Exp. Kamerun-Kom. Berlin 1895.

[124] Graebner, Gliederung Westpr. Veget. Schr. Nat. G. Danzig N. F. IX (1898); Bild. nat. Veget. Arch. Brandenburgia IV (1898), Nat. Wochenschr. XIII (1898).

Natürliche Wiesen[125] entstehen da, wo alljährlich Hochwasser aufgestaut wird, die Pflanzen durch bewegtes Wasser überflutet werden und namentlich wo festes Material, in den gemäßigten Klimaten Eis, vom Wasser mitgeführt wird und dadurch etwa aufsprießende Gehölze niedergedrückt oder ihrer Rinde entblößt werden. Durch länger andauerndes Hochwasser, welches auch mehrmals im Jahre eintreten kann, werden die oberirdischen Teile der Kräuter verletzt oder vernichtet, meist wenigstens die Blüten- und Fruchtbildung geschädigt. Wo also das Wasser nicht gerade reißend ist, so daß es den Boden verletzt und die lebende Pflanzendecke mitführt, wird sich ein krautiger dichtgeschlossener Rasen bilden, dessen Pflanzen besonders Gräser durch Rasenbildung oder durch unterirdisch kriechende Achsen imstande sind sich lebhaft vegetativ zu vermehren, wenn sie die Blütenorgane verloren haben. Daher sind die Arten auch ganz überwiegend mehrjährig. Ihre Blätter sind meist weich, da sie ja meist keine Anpassungen an Verdunstungsschutz usw. brauchen. Wo im Sommer in trocknen Gegenden der Wasserstand sehr tief sinkt, können sich solche Anpassungen aber doch als nötig herausstellen und wenn die Trockenperiode auch nur kurz ist, werden zahlreiche Pflanzen der steppenartigen Vereine das Bild beeinflussen. Überhaupt erweist sich die Wiesenflora, wohl wegen der großen Konkurrenz, die sich die zahlreichen Pflanzenarten gegenseitig bereiten, als sehr veränderlich. Eine geringe Schwankung des Feuchtigkeitsgehalts, der Nahrstoffzufuhr (Dünger) usw. läßt sofort andere Pflanzen herrschend werden (vgl. bes. Sorauer Handb. Pflzkrkh. I, 5. Aufl. S. 334):

Alpine und arktische Matten (s. S. 139, 141)[126] sind gleichfalls natürliche Pflanzenvereine, bei denen die Bewaldung durch klimatische Verhältnisse verhindert wird. In den Hochgebirgen wird jedes mäßig feuchte Gelände oberhalb der absoluten Baumgrenzen eine Matte tragen, einen dichten Bestand von meist niedrig bleibenden Kräutern. In unsern Alpen sind es eine Menge von schönblühenden Kräutern und beigemischten Halbsträuchern, die den Pflanzenverein zusammensetzen. Jedem Besucher der Gebirge sind sie bekannt. An

[125] Vgl. Hahn, Ed., Die Haustiere. Leipzig 1895. — Demeter und Baubo Lübeck 1896.

[126] Vgl. bes. Stebler u. Schröter a. a. O. (1892). — Schröter, Pflanzenleben der Alpen, Zürich 1904—08. — Brockmann-Jerosch, Flora des Puschlav. Leipzig 1907. — Hayek, Sanntaler Alpen; Steiner Alpen. Wien (1907). — Szabó, Pflzg. Sk. Sudet. Bull. Soc. Kong. Géogr. XXXVII (1907). — Murr, Jos., Vegetationsbilder aus dem Fürstentum Liechtenstein. Dornbirn 1927 und die Bände von Radde, Pax, Beck, Adamovic, Graebner usw. in Engl. Prantl. Veget. der Erde; Kerner, Pflanzenleb. usw.

geneigten Flächen gehen die Matten bis weit unter die Baumgrenze hinab. Hier ist es der Schnee, der die Bewaldung verhindert. Wo er regelmäßig in Lawinen zu Tal gleitet, ist natürlich Baumwuchs ausgeschlossen, aber schon durch sein regelmäßiges Zusammensinken auf der schrägen Fläche muß er alle höheren Gewächse talabwärts drücken, d. h. Gehölze umwerfen. Dieser mechanisch bewirkten Herabdrückung stellt sich die absolute durch klimatische Einflüsse gegebene Baumgrenze gegenüber, die für die einzelnen Gehölze sehr verschiedenartige Höhen erreicht. Christ[127] hat die Höhengrenze einiger unserer Waldbäume und Sträucher angegeben, so der Kastanie auf 900 m, des Buchenwaldes auf 1200 m, des Fichtenwaldes auf 800 bis 1800, der Lärche auf 2100; in der alpinen Region der Zwergkiefer (*Pinus montana*) und der Grünerle auf 2000, des *Rhododendron* auf über 2100, des Zwergwacholder (*Juniperus nana*) auf 2500.

Über die Abänderung der Tracht der Pflanzen der Ebene, wenn sie in die Hochgebirge gebracht werden oder aufsteigen (vgl. S. 215), haben Bonnier[128] und Kerner[129] Untersuchungen und Beobachtungen gemacht. Eine Anzahl war plastisch genug den klimatischen Änderungen sich anzupassen, so der Löwenzahn (*Taraxacum*), der weiße Klee (*Trifolium repens*), *Viola arvensis*, Herzblatt (*Parnassia*) usw., sie nahmen die charakteristische Tracht der Alpenpflanzen an, Verkleinerungen und Dichtstellung der Blätter (oft um das Vielfache), Verkürzung der Blütenstiele, verhältnismäßig große Blüten usw. Bonnier gibt vorzügliche Abbildungen. Einige Arten änderten sich sofort, andere erst allmählich im Laufe mehrerer Jahre. Das Umgekehrte können wir seit langen Jahren bei der alljährlich sehr reichlich erfolgenden Einführung von Pflanzen und Samen aus den Alpen in die Gärten der Ebene beobachten, auch hier zeigten eine Reihe von alpin aussehenden Pflanzen bald, andere erst später einen Übergang zur Tracht der Ebene, zu üppigem Krautwuchs. Eine sehr eigenartige Pflanzengesellschaft bieten in den Hochgebirgen die Schneetälchen;[130] in Senkungen, in denen der Schnee lange liegt, sammelt sich wie in den Spalten nach Abschmelzen des Schnees äußerst

[127] Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.

[128] Recherches expér. adapt. Ann. sc. natur. 7 sér. XX; Cult. expér. Alpes Pyrén. Rev. gén. bot. II.

[129] Abhängigk. Pflanzengest. Tagbl. 43 Vers. Naturf. Innsbr. 1869.

[130] Schröter, C., Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904—08; Rübel, E., Pflanzengeographische Monographie des Berninagebiets. Engl. bot. Jahrb. XLVII (1912); Vahl, M., The growth-forms of some vegetative formations of swedish Lappland. Dansk bot. Arkiv I (1913); Furrer, E., Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. Zürich 1923.

Rafflesia Arnoldii, die größte Blüte der Welt, stengel- und blattlos auf Cissus-Wurzeln schmarotzend (Original im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem)

Stammblütigkeit an Brownea macrophylla im großen Tropenhause des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem (Phot. Stenzel 1913)

feiner humoser Boden, der sehr eigenartige Lebensverhältnisse bietet. Neben Moosen (*Polytrichum sexangulare* und anderen) sind es Zwergsträucher (*Salix herbacea, Loiseleuria procumbens*) und Kräuter (*Luzula spadicea, Potentilla aurea, Agrostis rupestris, Polygonum viviparum, Taraxacum alpinum* u. a.),[131] die die Fläche besiedeln. Meist findet sich die Formation auf Urgestein, selten auf Kalk.

Ganz ähnlich den Hochgebirgsmatten gestaltet sind die Matten der arktischen Regionen (s. S. 138), in denen meist Gräser und andere Monokotylen überwiegen. Soweit die menschlichen Wohnungen dort reichen, wird die Formation sehr durch den Weidebetrieb gefördert, sonst findet sie sich typisch jenseits der Polargrenze der Bäume. Ihr sehr verwandt sind die durch zwergige, oft nur wenige Zentimeter hohe Weidenarten (Fig. 51) und andere zwergige Holzarten (Zwergbirken usw.) bedeckten Flächen, die sich in Skandinavien selbst in mittleren Teilen schon in kaum 1000 m Höhe finden, im hohen Norden sinken sie bis auf den Meeresspiegel herab. An warmen sonnbestrahlten Stellen entfalten sie oft eine blütenreiche Flora.

B. **Wälder.** Nur wenig südlich von diesen arktischen Matten findet man auf günstigem Boden Bestände zunächst klein bleibender, dann mit abnehmenden Breitengraden bald an Höhe zunehmender Gehölzbestände, die zunächst strauchartig bleiben, dann Wälder darstellen. Ebenso finden sich bald unterhalb der Baumgrenze in den Gebirgen diese Formationen ein, und von diesen Grenzen bis zum Äquator trägt jeder nicht durch Hemmungen in seiner Produktion gehinderte Boden Wald. In den kühlen gemäßigten Zonen sind es neben den Nadelhölzern die **laubwechselnden Wälder** (s. S. 141 ff.), die je nach den klimatischen Verhältnissen etwa 5 bis 8 Monate im Jahre belaubt sind. Der Laubfall beginnt im Gegensatz zu den Steppengehölzen mit der kalten Jahreszeit (s. S. 141). Eine große Zahl von Baumarten (s. oben S. 99, 141 usw.) ist bei der Waldbildung beteiligt. Viele von ihnen leben mit Pilzmyzelien, die die jungen Wurzeln begleiten (Mykorrhiza; Fig. 118) in Symbiose. Die Waldbodenpflanzen (deren sehr eigenartige Anpassungen an die schwankenden Feuchtigkeitsverhältnisse, die ihnen die Wurzelkonkurrenz der Waldbäume und von deren Unterholz aufnötigt usw., vgl. S. 258 ff.), sind wegen der Schwierigkeit der Keimung im Laubschutt meist ausdauernd, oft weit kriechend, und viele von ihnen blühen im ersten Frühjahr, zu einer Zeit, wo das Laub der Bäume noch nicht

[131] Vergleiche der Schneetälchenflora der Alpen und der Tatra stellte besonders Szafer, W. an; so Szafer, W., Pawlowski, B. und Kulczynski, S., Bull. Acad. Pol. sc. lettres. Cracovie 1923. — Szafer, W., Zur sociologischen Auffassung der Schneetälchenassoziationen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel. Zürich I. S. 300 (1924).

den Einfall der Sonnenstrahlen hindert. Bei uns ist der Typus eines solchen Laubwaldes der Buchenwald, gerade er hat wegen seiner Vorliebe für die besten Bodenarten viel von seinem Areal an Äcker und Gärten abgeben müssen. Mit der Buche und neben ihr bilden Eichen, Linden, Birken, Ahorn, Rüstern, Pappeln, Weißbuchen usw. allein oder gemischt Bestände; in andern Kontinenten, besonders in Nordamerika und Ostasien, sind die entsprechenden Wälder aus einer viel größeren Zahl von Arten zusammengesetzt (vgl. Pflanzenwelt Deutschlands).

Immergrüne Wälder sind in den obenerwähnten Gebieten als Nadelwälder eingestreut, in den kühleren Teilen sogar oft überwiegend, bei uns sind Kiefer, Fichte (Fig. 54),[132] Tanne und Lärche die den feuchten Boden bewohnenden. Je mehr man aber in wärmere Gebiete vordringt, in denen die Macht des Winters geringer wird, oder je feuchter die Klimate sind, desto mehr begegnen wir immergrünen Laubwäldern (s. S. 150 ff.). Bekannt sind die Lorbeerwälder des Mittelmeergebietes und der Kanarischen Inseln, deren dichtes Blätterdach oft keinen Sonnenstrahl durchläßt (s. oben S. 151). Auch hier finden sich natürlich biologisch und z. T. physiognomisch sehr ähnliche Wälder in anderen Erdteilen. Bemerkenswert sind noch die S. 183 ff. genannten antarktischen immergrünen Buchenwälder usw., die mit mancherlei Arten bei uns nicht bekannter Gattungen vergesellschaftet sind.[133]

Fig. 117. Buchenwurzel mit Mykorrhiza. (Nach Migula.)

Weit berühmt sind die **tropischen Regenwälder.** Die Eigenart ihrer Vegetationsbedingungen ist bereits oben bei der Besprechung der wirksamen Faktoren dargelegt worden. Von allen Faktoren ist für die betr. Pflanzenarten etwa das Optimum vorhanden. Auf den geeigneten Bodenflächen läßt die hohe Wärme und die dauernde Feuchtigkeit (s. unten) einen Pflanzenwuchs entstehen, der in der Jetztzeit seinesgleichen sucht. Nicht nur, daß die Bäume in sehr kurzer Zeit eine riesige Höhe erreichen, nein, auch der Raum am Boden und in der Luft

---

[132] Graebner, Handbuch der Heidekultur Leipzig 1904. Beitr. Kenntn. Pflzkrankh. Zeitschr. Forst- u. Jagdwesen bis 1909. — Müller, Rördam usw. Bidr. Rödgran. Väkstforh. Forstl. Fors. Damm. III (1910).

[133] Vgl. bes. Dusén, Pflz.-Ver. d. Magell. Wälder. Wiss. Ergebn. Schwed. Exp. Magell. 1895—97. III.

ist ausgenutzt, soweit nur das Sonnenlicht eindringt, oft 4, ja 5 Etagen von Laubdächern untereinander bis zum Erdboden herab lassen sich bemerken. Zahlreiche Lianen (Fig. 79) schlingen von Ast zu Ast, und auf den Ästen siedeln sich Epiphyten (Fig. 111) an, kurz, jedes Fleckchen scheint ausgenützt. Im faulenden Laube am Boden finden sich Fäulnisbewohner (Saprophyten). — Über die Periodizität bei Laubfall usw. vgl. Seite 268 f.

Das Streben nach Licht erzeugt im tropischen Regenwalde mancherlei bemerkenswerte Dinge durch das Bestreben, mit möglichst wenig Stoffproduktion, d. h. möglichst schnell (die andern überflügelnd), an das Licht zu gelangen oder im Konkurrenzkampf mit den übrigen aufwachsend unter allen Umständen oben zu bleiben. Schon die Waldbäume zeigen verschiedene Einrichtungen: während unsere meist einen kreisrunden Stammquerschnitt haben oder daran doch nur kleine Hervorragungen zeigen (spannrückig sind, wie die Weißbuche), zeigen eine große Zahl tropischer Bäume ein richtiges Plankengerüst; aus dem Stamme (Fig. 118) vom Grunde an mehr oder weniger weit nach oben treten leistenartige Vorsprünge hervor, die sich in der radialen Richtung des Stammes vergrößern, schließlich brettartig, ähnlich wie die Strebepfeiler an gotischen Bauten, herausragen. Hier wird durch diese „Strebepfeiler“ *(Sterculiaceae)* eine viel größere mechanische Festigkeit erreicht (vgl. Schwendener), als es die Bäume mit rundlichem Stammquerschnitt mit demselben Material erreichen können. Bei uns zeigen mitunter manche Bäume (z. B. Rüstern) in luftarmem Niederungsboden ähnliche Einrichtungen. Die Borke ist meist schwach entwickelt.

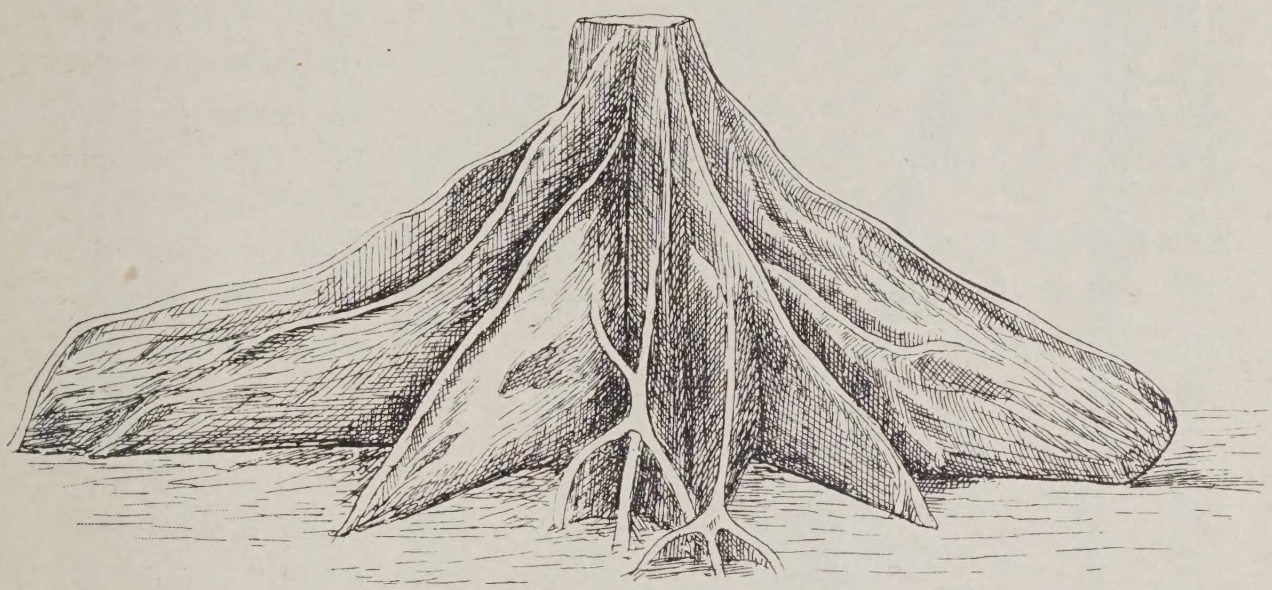


Fig. 118. Plankengerüst eines Tropenbaumes *(Sterculia)*. (Nach Sachs.)

Die Verzweigung ist meist viel geringer als bei uns; auch durch die bei unseren Bäumen allgemein anfangs dichte Verzweigung der Äste, deren größte Mehrzahl beim späteren Zuwachs der Krone abgeworfen wird, wird anfangs viel Material verbraucht, welches in unserem Klima zwar der langsamen Stärkung der jungen Pflanze durch möglichste Vergrößerung der Blättermasse dient, in den Tropen aber lieber zum Aufbau von der Zahl nach weniger aber schlank aufstrebenden Ästen Verwendung findet (Schimper). Auch die Stellung der Blätter ist oft abweichend, oft findet man alle oder die meisten Blätter eines langen Triebes an der Spitze desselben büschelig angeordnet oder doch dort zusammengedrängt, auch das dient dem Streben nach dem Licht.

Fig. 119. Rotangblätter mit den Kletterhaken an der Blattspitze.

Eine weitere Eigentümlichkeit, die nach den kälteren Klimaten zu immer mehr zurücktritt, ist die Ausbildung der Lianen, die schon Seite 283 usw. Erwähnung fanden; auch diese haben die Tendenz, mit möglichst wenig Stoffaufwand möglichst hoch zu gelangen; ihre Stengel und Äste sind nicht stärker, als sie für die Wasser- und Nährstoffleitung sein müssen, auf die Biegungsfestigkeit (Säulenfestigkeit)

eines Stammes verzichten sie völlig. Durch mannigfache Mittel suchen sie sich an den Stämmen und Ästen mechanisch fester Bäume festzuhalten und, sich auf diese stützend, zum Lichte in die Baumkronen zu gelangen. Palmen (Rotang, Fig. 119) legen ihre widerhakigen verlängerten Mittelstreifen der Blätter auf andere Pflanzen wie lange Greiforgane; neben in allen Teilen windenden Gehölzen gibt es solche, die mächtige, lange, rutenförmige, gerade Greifzweige nach allen Richtungen aussenden und nur mit den Spitzen dieser Zweige winden und sich dort irgendwo festhalten (von bei uns aushaltenden Pflanzen zeigt dies vortrefflich *Actinidia arguta*). Andere schicken schlanke, weit spreizend verästelte Zweige in das Astwerk der Bäume und halten sich dadurch fest (Spreizklimmer; z. B. manche Bambuseen); wieder andere klettern wie unser Efeu mit Haftwurzeln empor, oder diese Wurzeln sind schlank, wachsen am Stützstamm abwärts wieder in den Boden zur Erhöhung der Nährstoffzufuhr. Die Rankengebilde sind außerordentlich mannigfaltig, bald sind es rankende Blatt-, bald Stengelteile, bald Haken (Hakenklimmer), die sich mitunter nachträglich verstärken, wenn sie eine Stütze gefaßt haben (Fig. 120).

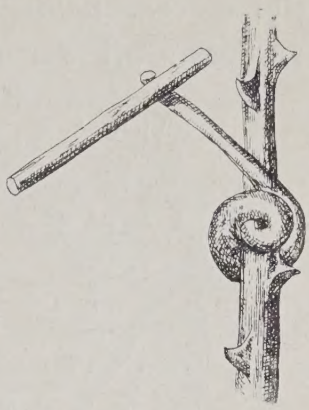


Fig. 120. Nachträglich verdickter Klimmhaken. (Nach Schimper.)

Manche dieser Lianen kräftigen später ihren Stamm, bilden durch ihre zahllosen Zweige um den Stützbaum ein biegungsfestes Gezweig und Wurzelgerüst und stehen

Fig. 121. Würgerfeige an einer Palme; absichtlich frei gestellt. (Nach Sachs.)

je nachdem sie ihren Stützbaum abtöteten resp. erstickten, frei da (Würgerfeigen Fig. 121). Die übrigen bleiben zeitlebens Lianen. Bei diesen, namentlich den windenden und rankenden unter ihnen, verlieren oft der untere Teil ihres Stammes oder auch die älteren

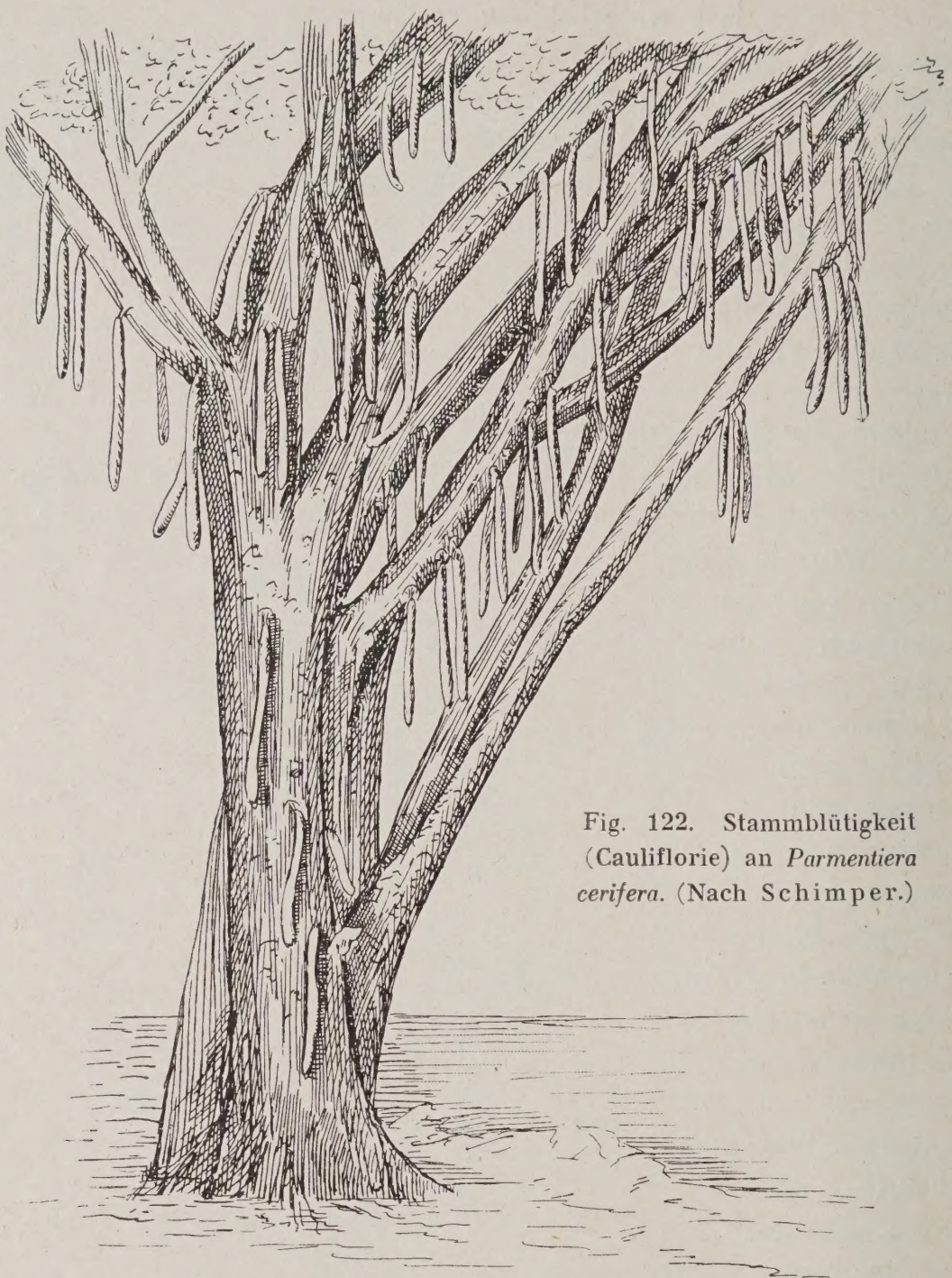


Fig. 122. Stammblütigkeit (Cauliflorie) an *Parmentiera cerifera*. (Nach Schimper.)

Äste ihren Halt und sinken dann abwärts zu Boden, so daß die Stämme oft schlangenartig auf der Erde liegen (bei uns bei alter *Aristolochia macrophylla* [*sipho;* Pfeifenstrauch] zu sehen), weil die unteren Äste ihrer Stützbäume abstarben und abbrachen oder auch ein ganzer Stützbaum verschwand. Ihre oberen Zweige bleiben deshalb doch in den Kronen der Bäume hängen und bleiben

lebend. Wären die Stämme dieser Lianen rund wie die anderen Gehölze, so würden sie leicht zerbrechen, deshalb sind die (eine in den verschiedensten Gruppen des Pflanzenreichs wiederkehrende Erscheinung!) sehr oft flach oder in mannigfacher Weise zerklüftet, selbst so, daß sich der Stamm später ohne Schaden in mehrere Stränge längsspalten kann.

Eine weitere Erscheinung, die im wesentlichen durch das Streben nach Licht ihre Erklärung findet, ist die Zunahme der Epiphyten (S. 261, Fig. 111). Sie siedeln sich gleich oben in den lichten Kronen der Bäume an und zeigen, wie S. 284 auseinandergesetzt wurde, eine Reihe von Einrichtungen zur Beschaffung von Nahrung und Wasser. Entweder bleiben sie wie die Mehrzahl dauernd auf den Ästen und leben dort unter den bekannten Schwierigkeiten, oder sie treiben schließlich lange Wurzeln (Luftwurzeln) abwärts bis auf den Boden und holen sich so reichlichere Nahrung (*Clusia*, einige Araceen, *Ficus* usw.). Oft dienen die Wurzeln nur zum Anheften, öfter (*Tillandsia usneoides* S. 234, Fig. 101) fehlen sie ganz. Die Blätter der Bäume sind oft bald mit epiphytischen Flechten und Moosen bedeckt. — Natürlich ist auch die Zahl der Parasiten groß.

Das Längenwachstum aufstrebender Waldbäume und Lianen ist ein äußerst intensives und erreicht oft ungeahnte Geschwindigkeiten, um dem scharfen Konkurrenzkampf um das Licht energisch zu begegnen. Wohl am schnellsten wachsen einige Bambuseen, so beobachtete Kraus[134] im Buitenzorger Garten einen mittleren stündlichen Zuwachs bei Tage von 7,7, bei Nacht von 13 mm, das tägliche Mittel betrug 19,9 bis 22,9 cm, die höchste Tagesleistung 57 cm, der höchste Stundenzuwachs 17,5 mm.

Der dauernde Zuwachs oder doch die dauernde Zuwachsmöglichkeit bringt es mit sich, daß Organe wie Winter- resp. Dauerknospen dem tropischen Regenwalde fremd sind (Schimper), auch dann, wenn die Knospen längere Zeit in einem Ruhezustande sich befinden, unterscheiden sie sich nicht oder unwesentlich von denen fortwachsender Triebe; der Schutz der jungen Organe ist mannigfaltig (Nebenblätter, Scheiden usw.), aber harte lederartige usw. Knospenschuppen fehlen. — Daß die jungen Blätter und Zweige als Schutz gegen die starken Regenfälle anfangs herabhängen, wurde schon erwähnt.

Einer schon bei den Farnwäldern des Karbon (S. 45) erwähnten Erscheinung des Tropenwaldes muß auch hier nochmals gedacht werden, nämlich der Cauliflorie, der Eigentümlichkeit vieler Tropenbäume,

---

[134] Kraus, Gr., Längenwachst. Bamb. Ann. Jard. Buitenzorg. XII.

ihre Blüten nicht aus den jungen Zweigen, sondern aus dem alten Holz, aus den Stämmen und den Ästen entspringen zu lassen (Fig. 122, Taf. 22).

Die Regenhöhe in den Regenwaldgebieten (vgl. S. 169, 177) beträgt allgemein über 2 m (Hann), die sich natürlich über das ganze Jahr verteilen, nicht selten sind es 3 bis 4 m, dabei ist die Luft beständig feucht, nachts und frühmorgens erscheint sie fast gesättigt, selten fällt die relative Feuchtigkeit unter 80%.[135] Der Wald an solchen Orten erscheint stets immergrün (vgl. indessen S. 268), alle Pflanzen erweisen sich als hygrophil und die Bestände erreichen stets eine Höhe von mehr als 30 m, dabei sind sie reichlich mit Lianen und Epiphyten durchsetzt. Schimper stellt ihm zum Unterschiede andere tropische Formationen entgegen: Der Monsunwald ist durch eine Trockenperiode ausgezeichnet, namentlich gegen Ende derselben ist er mehr oder weniger kahl, auch er ist reich an holzigen Lianen, auch an krautigen, aber arm an holzigen Epiphyten; an Höhe bleibt er hinter dem Regenwalde meist zurück. Der Savannenwald mit ausgeprägteren Trockenperioden ist deutlich xerophil (vgl. S. 161 ff.), während der Trockenzeiten vielfach kahl, meist (viel) unter 20 m hoch, reich an Bodenkräutern, aber arm an Lianen, Epiphyten und Unterholz. Der Dornwald ist ihm ähnlich, aber noch xerophytischer, reich an Unterholz und dünnstengeligen Lianen, arm an Bodenkräutern. Sowie selbst im zeitweise sehr trockenen Klima der Untergrund dauernd feucht bleibt, bilden sich üppige Galeriewälder (S. 160, 177), ist aber der Untergrund trocken und in den Regenzeiten wird nur der Obergrund benetzt, dann entsteht nur die Grasflur.

Die **subtropischen Regenwälder** sind in ihrem Äußern und auch in dem biologischen Verhalten den tropischen sehr ähnlich, wenn auch in ihnen schon der deutliche Einfluß der Jahreszeiten (Jahresringe im Holz, oft Winterknospenbildung usw.) sich bemerkbar macht und dadurch die S. 268 besprochene Periodizität beeinflußt wird.

Pflanzengemeinschaften auf dauernd nassem Boden und im Wasser

Waldbildung kann auf dauernd nassem Boden nur da auftreten, wo kein völliges Stagnieren des Wassers stattfindet, wo also dadurch, daß durch einen oberirdischen Wasserlauf, durch einen Bach oder ein Rinnsal dauernd dem Boden reichlich sauerstoffhaltiges Wasser zugeführt wird, oder wo solches Wasser, unterirdisch aus umgebenden Hügeln herabsickernd auch durch den nassen Boden allmählich in bestimmter Richtung abfließend geleitet wird. Jedenfalls ist zur Waldbildung für die lebhafte Tätigkeit der Wurzeln der zur Atmung gebrauchte Sauer-

[135] Haberlandt, G., Botan. Tropenreise, Leipzig 1893.

stoff im Boden unbedingt nötig, an solchen Orten entstehen (öfter gemischt mit baumartigen Weiden, selten diese allein) bei uns wie überhaupt in gemäßigten Zonen meist Erlenbrüche (Fig. 123), seltener Weiden-, Birken- oder Kieferndickichte; in andern Ländern treten auch ganz andere Pflanzen an ihre Stelle, so im südlichen Nordamerika die berühmten Cypress-Swamps (s. S. 148) von *Taxodium;* in den Tropen ist die Zahl der Sumpfbüsche und Wälder sehr groß, nicht selten sind Bambuseen und Palmen (*Nipa* usw.) dabei beteiligt.

Fig. 123. Erlenbruch in der ehemaligen Bäkeniederung bei Berlin-Steglitz mit Hopfen und Brennesseln. (Nach Gothan.)

Zumeist aber wird die Waldbildung durch die oben erwähnte Luftarmut des nassen Bodens verhindert, nur an den Ufern größerer Gewässer, wo das strömende oder brandende Wasser stets neuen Sauerstoff bringt, finden sich Waldgürtel. Wo das Wasser ruhig bleibt, wird es besonders in den kühlen Zonen allmählich verlanden, es wird eine Torfbildung (s. S. 244 ff.) beginnen. Im Wasser leben die **Wasserpflanzen** in verschiedener Form; zunächst gibt es freischwebende im Wasser selbst, wie das aus mikroskopischen Organismen bestehende, meist schnell in seiner Zusammensetzung wechselnde Plankton[136] (Hensen),

[136] Schütt, Pflanzenleben der Hochsee, Kiel 1893. — Wille, Schizoph. d. Plankt. Exp. Hensen Erg. Plankt. Exp. 1899 (1904). — Wesenberg-Lund (u. Ostwald) Plankton Investigations of Danish Lakes Copenh. 1906—8 (und frühere

dem sich in der Lebensweise auch einige Blütenpflanzen (Megaplankton, Warming) anschließen (so unser Wasserschlauch, *Utricularia*), oder auch freischwimmende Pflanzen, also solche, deren Wurzeln, wenn sie überhaupt vorhanden sind, nur in das Wasser hängen. Mit ihren Lauborganen gelangen diese Pflanzen auf die Wasseroberfläche (sie sind oben trocken), mit den Blüten meist über dieselbe. Andere Wasserpflanzen sind am Gewässergrunde festgewurzelt; diese können nun entweder ein Leben am Gewässergrunde führen, oder sie wachsen mit ihren Blättern bis in die Nähe der Oberfläche oder lassen sie auf der Oberfläche schwimmen (Pleuston, Kirchner). Alle diese Wasserpflanzen werden durch ihre Stoffproduktion den S. 247 beschriebenen Schlamm bilden und eine Aufhöhung des Gewässergrundes bewirken.

Die Lebensbedingungen dieser Wasserpflanzen sind sehr eigenartig. Zunächst wird viel Licht im Wasser vernichtet (s. S. 202). Unter 20 m findet sich kaum eine Blütenpflanze.[137] Die Wärme wird dadurch reguliert, daß Wasser bekanntlich bei $+4^0$ seine größte Dichte erreicht, tiefe Gewässer daher diese Temperatur in der Tiefe bewahren. Die Durchlüftung der Pflanzen ist meist ziemlich schwierig, daher sind sie, sobald ihr Körper etwas dicker wird, mit reichlichen Luftgängen durchzogen.

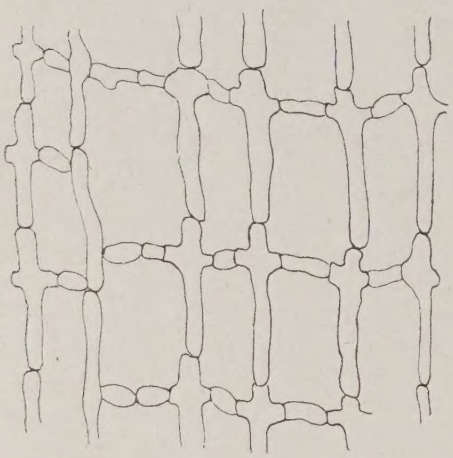


Fig. 124. Aerenchym. (Nach Schenck.)

Die Luft im Wasser, die den Pflanzen zur Verfügung steht, ist anders zusammengesetzt als die freie atmosphärische. Nach Forel[138] fanden sich in 1 l Luft in der Nähe der Oberfläche bei 5^0 C: O = 7,3 cc, N = 13,6 cc, CO_2 = 0,6 cc; bei 20^0 C: O = 5,7 cc, N = 10,7 cc, CO_2 = 0,3 cc. Die Luft des Wassers ist also prozentual reicher an Sauerstoff und viel reicher als Kohlensäure. Je wärmer das Wasser ist, desto weniger Gase, also auch Luft, enthält es (vgl. S. 21), daher auch die schnelle Abnahme untergetauchter Pflanzen im warmen Wasser. Hie und da haben wir auch bei unsern Pflanzen schwammige Luftgewebe und an die Wasseroberfläche reichende Wurzeln (*Cicuta* usw.), viel verbreiteter sind aber diese als Luft- resp. Sauerstoffpumpen (Schimper; auch Pneumato-

Arbeiten). — Kolkwitz u. Marsson, Grundsätze biol. Beurt. Wass., Berlin 1902. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1908. — Marsson in Arb. Kais. Gesundh.-Amts 1907—08.

[137] Vgl. u. a. Magnin Rech. vég. lacs Jura. Rev. gén. bot. V (1893); Les lacs du Jura, Paris 1904.

[138] Le Léman I—III (1892—1902).

phoren, Jost, genannten) ausgebildeten Seitenwurzeln (Fig. 125) bei tropischen Wasserpflanzen; in Schlamm- und Sumpfboden, in dem das Wasser noch luftärmer ist, bilden sie sich als echte Spargelwurzeln (Fig. 125) aus. Statt des fehlenden Korkes ist vielfach ein typisches Luftgewebe (Aerenchym, Fig. 124)[139] ausgebildet, welches dem Kork homolog ist, dabei schwammig und rissig das Phellogen begrenzt.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt wenig durch die Wurzeln, die im wesentlichen den Zweck der Anheftung besitzen, auch die Wasserleitung in den Stengeln ist wenigstens bei den untergetauchten langsam, da ja das umgebende Wasser zugleich die Nährlösung darstellt.[140] Kleine Pflanzen, wie Algen usw., nehmen das Wasser anscheinend mit ihrer ganzen Oberfläche auf,[141] bei größeren findet man aber oft direkte Einrichtungen, die die Wassereinwirkungen von der Oberfläche fern halten sollen (Schleim,[142] Öl[143]), wahrscheinlich, um eine Auslaugung der löslichen Stoffe (Zucker usw.) aus den Zellen zu verhindern. Die Nahrungsaufnahme findet anscheinend nur an bestimmten Organen, inneren, mit Wasser gefüllten Röhren usw. (vgl. Schenck usw.) statt. — Da die

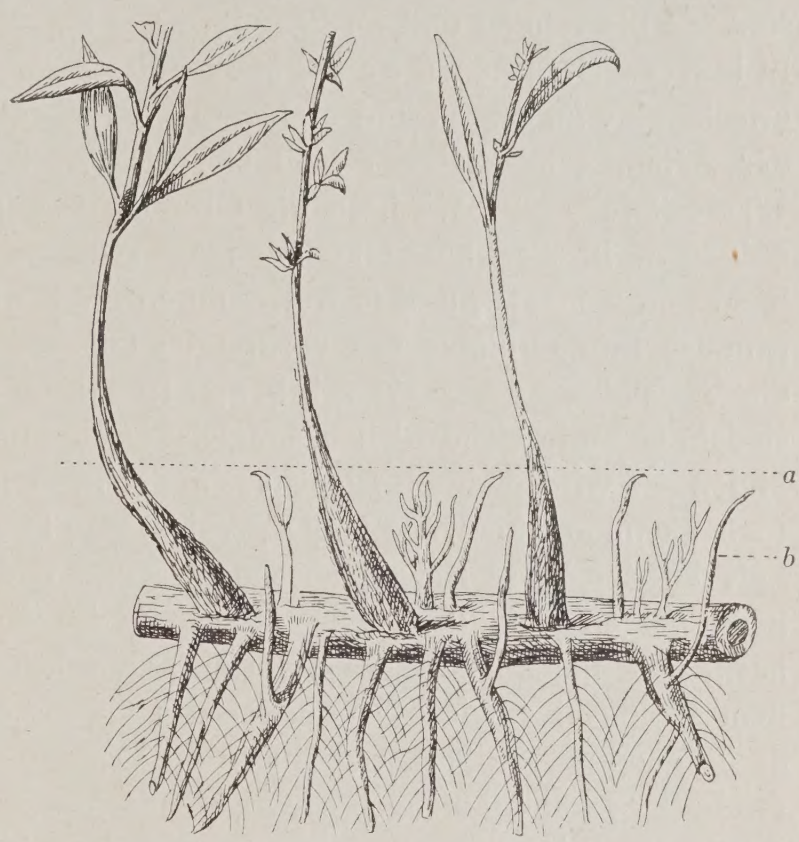


Fig. 125. Atemwurzeln *b* (Pneumatophoren); *a* Wasseroberfläche. (Nach Schimper.)

[139] Schenck, H., Pringsh. Jahrb. XX (1889).

[140] Oltmanns, H., Morphologie und Biologie der Algen I (1904), II (1905).

[141] Literatur usw. vgl. Schenck, H., Biologie der Wassergew., Bonn 1886. — Hochreutiner, G., Etudes phan. aquat. Rev. gen. Bot. VIII (1886). — Graebner, P., Potamogetonaceae in Engler, Pflanzenreich u. in Kirchner, Schröter, Loew, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleur. I. 1. — Glück, H., Biol. u. morph. Unters. Wasser- u. Sumpfgew., Jena 1905, 1906 ff.

[142] Schilling, A. J., Anat. biol. Unters. Schleimb. Wass. Flora LXXVIII (1894).

[143] Lundström, A., Om färgl. olje plast. Bot. Notis. 1888. Deutsch: Bot. Centralbl. XXXV (1888).

Stengel nicht biegungsfest zu sein brauchen, sind sie zugfest gebaut. Je mehr die assimilierenden Pflanzenteile mit der Luft in Berührung kommen, desto stärker kann natürlich die Stoffproduktion sein, da ja die Atmung beschleunigt werden kann, desto größer ist also auch die Produktion abgestorbener Reste. Welch riesige Dimensionen solche Wasserpflanzen in den Tropen erreichen können, zeigt die *Victoria regia* des Amazonasgebietes.

Durch den Luftreichtum und Nahrungsreichtum gleich ausgezeichnet sind die die Ränder und flachen Gewässer bewohnenden Rohrgräser.[144] In kurzer Zeit sprießen sie bei starker Stoffproduktion hoch auf. Meist kriechen sie im Boden und bilden so große Bestände meist ausdauernder Arten, gemischt oder eine einzelne Art für sich. Soweit es die Wassertiefe zuläßt, wachsen die Grundachsen im Boden dem Wasser entgegen, ihre zahllosen Halme fangen durch Brechung der Wellen Sand und Schlamm, und je weiter durch die Aufhöhung des Gewässergrundes ihre Grundachsen vordringen können, desto weiter schreitet die Verlandung (Fig. 126; vgl. Magnin a. a. O. usw.). Zwischen ihnen siedeln sich die kleinen Pflanzen, meist Gräser usw., an, die bald Rasen bilden. Es wird dadurch zunächst eine schwimmende Vegetationsdecke (Schaukelmoor, Schwappmoor) geschaffen, die nun aber ihrerseits die Luft an der Wasserfläche abschneidet und dadurch die Vegetationsbedingungen verändert. Die Intensität der Rohrgrasvegetation läßt nach, und binnenlandwärts bildet sich zwischen der Rohrgraszone und dem Lande eine wiesenartige. Ist das Gewässer durch die Pflanzendecke ganz geschlossen, ergibt sich die Vegetation des **Wiesenmoores**[145] (s. S. 248). Die anfangs schwimmende Decke (Schaukelmoor) wird durch die alljährliche oberirdische Stoffproduktion und deren niederfallende Reste dicker und sinkt tiefer ein, bis das Wasser ausgefüllt ist.

Wie die echten Wasserpflanzen, so benutzen auch die Uferpflanzen das Wasser zur Ausdehnung ihres Verbreitungsgebietes. Nicht nur, daß sie schwimmende Samen erzeugen, vermehren sich viele außerordent-

---

[144] Vgl. Kirchner, O., u. Schröter, C., Die Veget. Bodensee in Bodenseeforschungen, 9 Abschn. Lindau (1896—1902) (auch für die übrigen Sumpf- u. Wasserformationen).

[145] Aus der sehr reichen Literatur vgl. Weber, C. A., Veget. Hochm. Augstumal, Berlin 1902; Torf, Humus u. Moor, Abh. Nat. Ver. Bremen XVII (1903); Aufbau u. Veget. Moore Nordd. Engl. Jahrb. XL Beibl. 90 (1907) — vgl. auch Graebner, P., Pflanzenwelt Deutschlands u. Heide Norddeutschlands. — Ramann, H., Organogene Bildungen N. Jahrb. Min. Beil. X (1895); Bodenkunde 1905; Einteil. Schlamm, Monatsber. D. Geol. Ges. 1906. — Potonié, H., Klassifikat. u. Term. rec. brennb. Biolithe. Kgl. Geol. Landesanst. 1908 (und frühere Arbeiten) s. oben S. 43 ff.

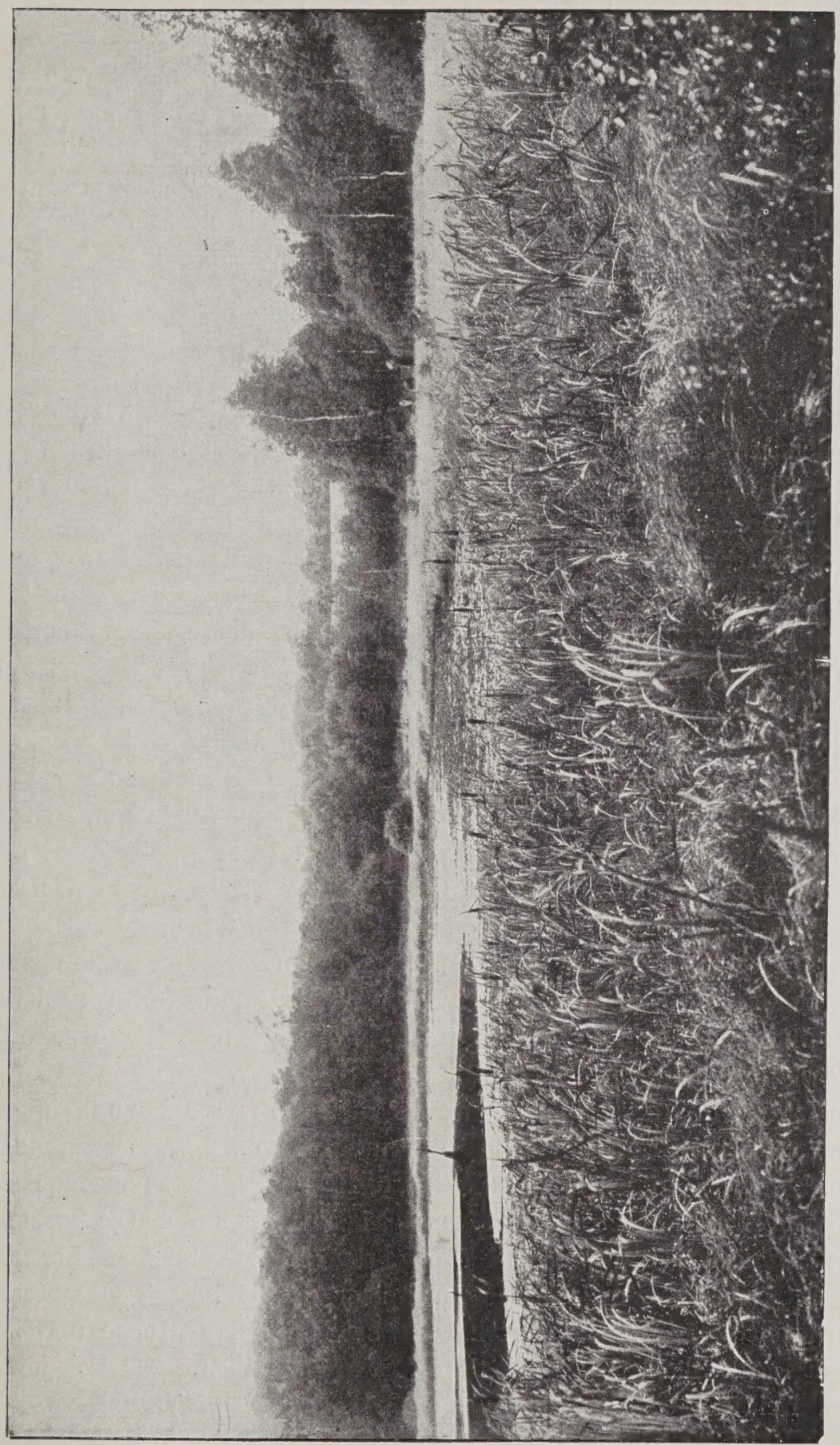


Fig. 126. Verlandender See (Riemeister See; jetzt völlig zugewachsen). (Nach Potonié.)

lich leicht und reichlich auf vegetativem Wege. Durch die Grundachsen werden die Individuen während des Sommers stark vermehrt, im Herbste aber bilden dann viele von ihnen Brutknospen, die während des Winters auf den Gewässergrund sinken, im Frühjahr aufsteigen und austreiben. Viele Arten können sich dadurch außerordentlich stark vermehren, so können in den Massen der schönen *Eichhornia crassipes* im südlichen Nordamerika große Dampfer stecken bleiben. Auch nur vegetativ vermehrt hat sich unsere aus Amerika eingeführte Wasserpest (*Helodia*, Fig. 68, S. 128), meist auch *Stratiotes* usw.

Heideformationen

Als zweite große Gruppe wären dann diejenigen Pflanzenvereine zu behandeln, in denen die **Pflanzen nur einen geringen Nährstoffentzug** (vgl. S. 278) auch während der günstigen Jahreszeit haben können. Bei den hierher gehörigen Pflanzengemeinschaften wird der Boden also entweder nährstoffarm sein, d. h. das sich in ihm bewegende Wasser wird nur wenige mineralische Nährstoffe gelöst enthalten, oder eine Hemmungsschicht auf oder im Boden hindert die Pflanzen, das vielleicht vorhandene reichliche Nährstoffmaterial für sich zu verwenden. Etwa auf solchen Formationen aufsprießende Pflanzen besserer Böden (z. B. Bäume), die zufällig dorthin gelangt sind, gedeihen nicht normal, sondern zeigen durch mangelhafte Nahrungszufuhr Verkrüppelungen und schon frühzeitig (als noch ganz unausgewachsene Pflanzen) Alterserscheinungen.[146] Solche Erscheinungen, die nicht mit dem Zwergwuchs auf Steppen durch Trockenheit vermengt werden dürfen, sind für diese Formationen charakteristisch. Die Pflanzengemeinschaften, die in ganz ähnlicher Physiognomie in verschiedenen Teilen der Erde auftreten, sind in typischer Ausbildung (mit reichlicher Humusbildung) an die regenreicheren Landstriche gebunden. Die trockensten unter ihnen sind die

Sandfelder (Literatur s. bei Heide) auf nährstoffarmem Sande. Wenn zur Nährstoffarmut noch Trockenheit in dem wenig wasserhaltenden Boden kommt, so ist hier natürlich nur die dürftigste Pflanzengesellschaft zu erwarten. Von Blütenpflanzen sind es oft nur einige borstenblättrige Gräser, die in größerer Menge den Boden besiedeln, hie und da findet sich auch wohl noch ein kleiner der Heide eigentümlicher Zwergstrauch an. Die Hauptrolle aber spielen einige Moose und besonders Flechten, die den Boden oft mit einer dichten Decke überziehen. Bei uns sind es das kleine *Polytrichum piliferum*, *Rhaco-*

[146] Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten I. 5. Aufl. — Graebner, P., Die Heide Norddeutschlands; 2. Aufl.

mitrium und von Flechten besonders *Cladonia*-Arten (Flechtenheide). In allen kühlern, gemäßigten und kälteren Ländern findet sich die Formation ähnlich aus andern Arten gebildet, mit Ausnahme der Salzsteppen der ödeste Pflanzenverein der Erde. Bei einigermaßen regelmäßigen Niederschlägen und großer wasserhaltender Kraft des Bodens tritt an die Stelle des Sandfeldes die

Heide,[147] ein Bestand immergrüner Zwergsträucher auf meist saurem humosem Boden (Taf. 23). Der Zwergwuchs, der fehlende oder verkümmerte Holzwuchs kommt zustande entweder durch starke Auslaugung der oberen Bodenschichten, die, wie oben S. 246 f. beschrieben, durch Humus und Ortsteinbildung von den darunterliegenden, nicht ausgelaugten abgeschnitten sein kann, oder daß durch Bildung dicker saurer Rohhumusschichten der Boden völlig abgeschlossen, luftarm gemacht ist. In ihrer typischen Ausbildung ist die Heide immer an Gebiete mit höhern Niederschlägen (bei uns Nordwest-Deutschland usw.) gebunden und wird da durch die starke Rohhumusbildung stellenweise die herrschende Vegetationsformation. Durch Abholzung der Gelände hat man die Ausbreitung der Heide durch die Freilegung der humosen Waldböden befördert. Später hat man dann vielfach versucht, durch Anbau von Kiefern und Fichten die Heide wieder nutzbar zu machen, sehr vielfach bildeten sich aber in diesen Waldungen so starke Moospolster und aus ihnen Humuslagen, daß die Wälder in sich zusammenbrachen und keinem andern Pflanzenverein als dem der Heide Raum ließen. Als natürlicher Bestand ist in den Heidegebieten nur Laub- und Mischwald aufgetreten, zu dem man zurückkehren muß, will man nicht durch stets weitere Rohhumusbildung die Gelände vielleicht ganz unbenutzbar machen und dauernd der Heide ausliefern.

Den Hauptbestand bilden bei uns das Heidekraut *Calluna vulgaris*, weite Strecken überziehend, an feuchten Orten die Glockenheide *Erica tetralix*, eingestreut finden sich eine Anzahl Kräuter und Halbsträucher, Heidel- und Preißelbeere, Krähenbeere und Bärentraube, Stechginster *(Ulex)* usw. Auch in anderen Erdteilen als im nordwestlichen Europa ist die Heide verbreitet, aber die oft sehr ähnlich gestalteten Pflanzen (*Erica*-Form) gehören anderen Arten, anderen Gattungen und Familien an; so bilden am Kap zahlreiche *Erica*-Arten Bestände, auf den

---

[147] Focke, W. O., Die Heide Abh. Nat. Ver. Bremen XIII (1893). — Graebner, P., Studien nordd. Heide Engl. Jahrb. XX (1895); Die Heide Norddeutschlands in Engl.-Drude Veget. d. Erde 1901; 2. Aufl. 1925; mit O. v. Bentheim, Handbuch der Heidekultur, Leipzig 1904. Heide u. Moor, Stuttgart 1909. — Ramann, E., Bodenkunde 1905. — Smith, W. G., Bot. Surv. Scotl. Scotl. Geogr. Mag. XX (1904), XXI (1905).

Anden Süd-Amerikas verschiedene Familien; auch im arktischen Gebiete ist die Formation sehr verbreitet. — Vielfach sind in den Lehrbüchern Heide und Macchia (s. S. 151) miteinander vermengt und vereinigt, sie haben aber sehr verschiedene Lebensbedingungen.

An die Heide schließen sich eine Reihe ihr verwandter Formationen an, bei denen die bestandbildenden Zwergsträucher mehr und mehr zurücktreten und andern Pflanzen mit ähnlichen Vegetationsbedingungen Platz machen. Dies sind in erster Linie Gräser (bei uns *Nardus* usw.), die, meist dicht rasenbildend, den sauren Humusboden besiedeln (Grasheide[148]). In den zitierten Arbeiten habe ich die Beziehungen zu den andern Formationen ausführlich behandelt.

Heide- oder Hochmoor (s. S. 248 ff., Taf. 23)[149] ist gleichfalls in den Heidegebieten verbreitet; wo der Boden feucht ist oder wo die oben beschriebenen Niederungsmoore über den Grundwasserstand hinausgewachsen sind, da siedeln sich bei genügend feuchter Luft und genügenden Regenfällen Torfmoose (*Sphagnum*-Arten, Taf. 23) an. Indem sie durch ihre Zahl und die sich seitlich weiter ausbreitenden und schließlich zusammenfließenden Rasen den Boden bedecken, entsteht das Hochmoor, und die übrigen größeren Gewächse werden von den Torfmoosen eingeschlossen.

Durch die Entstehung und Lebensweise der Hochmoore erklärt sich ihre eigenartige Gestalt; sie sind nicht flach, sondern uhrglasartig gewölbt und können sich mehrere Meter über die Umgebung erheben. Dies ist der Grund für den Namen Hochmoor, der aber selbst von Pflanzengeographen öfter irrtümlich auf hochgelegene Moore angewandt wurde. Ich habe deshalb lieber auch den Namen Heidemoor angewandt, da viele der echten Heidepflanzen (auch *Calluna* und *Erica*) dasselbe bewohnen. Wächst das *Sphagnum* sehr stark, so finden sich meist nur wenige und schwächlich entwickelte Blütenpflanzen in ihm, es bildet die Hauptmasse; je langsamer es aber (wie z. B. an den Rändern des Moores) wächst, desto mehr kommen andere Pflanzen zwischen ihnen auf, bei uns sind Wollgras (*Eriophorum*

---

[148] Stebler, F. G., u. Schröter, C., a. a. O. (1889, 1892). — Pethybridge, C. G., u. Praeger, R. L., Veget. distr. south of Dubl. Proc. r. Ir. Acad. XXV (1905). — Raunkiaer, C., Vesterh. Öst- og Sydk. Veg. in Borchs Colleg. Fest. Kjob. 1889. — Vgl. auch Warming, Eug., Klitterne, Oecology usw.

[149] Weber, C. A., Veget. Hoch. Augstum. Mitt. Förd. Moorkult. XII (1894); Veränd. Veg. Hochmoore, ebenda; Veget. u. Entsteh. Hochm. Augstumal., Berlin 1902; Aufbau u. Veget. Moore Norddeutschl. Engl. Jahrb. XL Beibl. 90 (1907). — Früh, J., u. Schröter, C., Moore der Schweiz, Bern 1904; vgl. auch die Arbeiten von Graf v. Leiningen, W., München. — Paul, H. vgl. S. 251. — Vgl. auch die Literatur bei Heide und S. 292 Niederungsmoor.

Ohne äußerlich ersichtlichen Grund im Rothumus-Ortsteinboden bei Heidebildung absterbende Kiefern in der Lüneburger Heide (Graebner)

Beginnende Hochmoorbildung: Bestand von Eriophorum vaginatum, kränkelnde hochstämmige Kiefern im Urwald von Bialowies. (Phot. Nick, Graebner)

Gruppe von Pandanus (H. Kleinmann u. Co., Haarlem)

vaginatum), Rasenbinse *(Scirpus caespitosus)* oft massenhaft vorhanden mit andern Kräutern, von Sträuchern der Sumpfporst *(Ledum palustre* im Osten), der Gagelstrauch (*Myrica gale* im Nordwesten), die Moosbeere *(Vaccinium oxycoccos),* die Trunkelbeere *(V. uliginosum)* usw. Sehr ähnliche Moore gibt es auch in Nordamerika[150] auf hohen Gebirgen (selbst in den Tropen) usw. Einige Sphagnum-Arten leben zumeist in den Wäldern und erzeugen dann die Waldmoore, die in einigen Gebieten sehr charakteristische Formationen bilden. In der Mehrzahl der Fälle handelt es sich aber bei der Ansiedelung größerer Mengen von Torfmoos um die S. 267 besprochenen Übergangsformationen, die allmähliche Vernichtung des Waldes durch das Moos.

Kommt zu der Bodensäure und der hier naturgemäß stets herrschenden Nährstoffarmut noch als hemmender Faktor die Kälte hinzu, so ergeben sich die arktischen

Tundren,[151] gleichfalls vielfach aus *Sphagnum,* aber noch aus andern Moosen und aus Flechten gebildet. Schon in unseren Moorgegenden ist häufig kaum ein Monat des Jahres frei von Nachtfrösten, im Norden ist die Kälte ein stark hemmender Faktor und oft taut das Bodeneis das ganze Jahr nicht auf. Daher ist die Vegetation ganz außerordentlich dürftig. Auf weite Strecken mit unregelmäßiger Oberfläche erhebt sich keine Pflanze nennenswert über den Boden.

Heidegewässer bilden sich dort, wo das nährstoffarme und sauere Wasser zu Tümpeln und Teichen zusammenfließt. Oft ist auch hier in dem luftarmen Wasser die Vegetation äußerst dürftig, manchmal findet man nur flutende Formen des Sphagnum darin. Ist der Boden und das Ufer aber sandig, so wachsen interessante und oft seltene Gewächse an solchen Orten (*Isoëtes, Lobelia Dortmanna, Subularia* usw.). — Die Heidegewässer finden sich sowohl als Aufstau auf Heidesand usw. als in den Vertiefungen der Moore.

---

[150] Ganong, W. F., Upraised peat bog prov. New-Brunsw. Trans. R. Soc. Canad ser. 2 III (1897). — Mac Millan, C., Minnesota plant life St. Paul Minn. 1899 (und die früheren Schriften). — Lewis, F. J., Plant rem. Scott. peat. mon. in Trans. R. Soc. Edinb. XLI, XLV, XLVI (1905—7). — Transeau, E. N., Bogs and bog flora Huron River Valley in Bot. Gaz. XL, XLI. 1905—6.

[151] Kihlmann, A. O., Pflanzenbiol. Stud. Russ. Lappl. in Act. Soc. Faun. Fl. Fenn. VI (1890). — Porsild, Mort. P., Bidr. tskildr. veget. Öen Disko in Medd. Grönl. XXV (1902). — Pohle, R., Pflzgeogr. Stud. Halbins. Kanin in Act. Hort. Petrop. XXI (1903). — Cajander, A. K., Beitr. Entw. Eur. Moore in Fennia XXII (1905). — Ostenfeld, C. H., Land veget. Faeröes in Bot. of Faer. Cop. III (1908). — Dusén, P. (vgl. S. 185).

Salzformationen

Anhangsweise sollen dann die Formationen salzhaltiger Böden behandelt werden, die ja namentlich in der Nähe der Meeresküsten verbreitet sind, sich aber auch in der Nähe der großen Salzlager im Binnenlande sowie besonders in den Steppen- und Wüstengebieten finden. Ihre Vegetation ist dadurch ausgezeichnet, daß sie Pflanzenarten enthält, die durch die Eigenart der biologischen Einrichtungen befähigt sind, den Salzgehalt des Bodens zu ertragen. Buschwerk wächst bei uns nur auf den trockneren und weniger salzigen, bei stärkerer Salzkonzentration sind immer nur Kräuter zu finden, und zwar stets solche mit dicken, fleischigen Blättern oder Stengeln. Diese Fleischigkeit der Organe an feuchten bis nassen Stellen (also wie bei Steppen- und Wüstenpflanzen) machen neben dem Salzgeschmack der betr. Pflanzenteile die Gemeinschaft sehr auffällig. Die Fleischigkeit der Blätter usw. bei den Salzpflanzen kommt durch eine Verdickung des mittleren Blattgewebes, Ausbildung eines Wasserspeichergewebes zustande (vgl. S. 222).

Trockene Salzformationen tragen da, wo der Salzgehalt hoch ist (Salzwüsten), oft nicht eine Pflanze; Salz und Trockenheit sterilisieren den Boden völlig. Sobald aber eine regelmäßige Feuchtigkeit und wenn auch nur eine geringe oder eine schwächere Konzentration des Salzes im Boden sich findet, so sind die Salzsteppen[152] der wärmeren Länder mit starrem Buschwerk und grauen Kräutern bedeckt, die einen dauernden Kampf mit Salz und Trockenheit führen. — Bei uns sind trocknere salzhaltige Gelände in größerer Ausdehnung nur vorhanden als **Stranddünen** und **Meeresstrand.**[153] Die Dünen am Meeresstrande zeigen ähnliche Vegetationsverhältnisse wie die oben geschilderten Binnendünen, nur daß durch die Einwirkungen des Seewassers Salzgehalt vorhanden ist. Die Oberfläche ist leicht trocken, der Untergrund stets mäßig feucht, daher wurzeln auch alle Pflanzen dort verhältnismäßig tief. Viele von ihnen, wie die Strandgräser (*Elymus, Ammophila* usw.), kriechen weit im losen Sande. In den Tropen schickt die weitverbreitete *Ipomoea pes caprae* ihre langen Triebe fast spinnend über den Boden. In Deutsch-Ostafrika und auch in Indien

---

[152] Literatur usw. s. bei A. F. W. Schimper u. Eug. Warming.

[153] Schimper, A. F. W. a. a. O. — Abromeit, J. in Gerhard Handb. D. Dünenbau, Berlin 1900. — Warming, Eug., Dansk Plantväxt I Strandvegetation, Kjöbenh. 1906; II Klitterne 1907, 1910. — Massart, J., Essai geogr. bot. distr. litt. all. Belg. Rec. Inst. Bot. Léo Errera VII (1907—08), dazu der große Abb.-Atl. — Graebner in Dünenbuch Solger u. a. 1910 — vgl. diese auch für die übrigen Salz-Formationen.

spielt an oder über den Flutlinien beginnend oft *Pandanus*-Gebüsch (Schraubenbäume, Taf. 24) eine Rolle bis hinauf zum Strandwalde. An

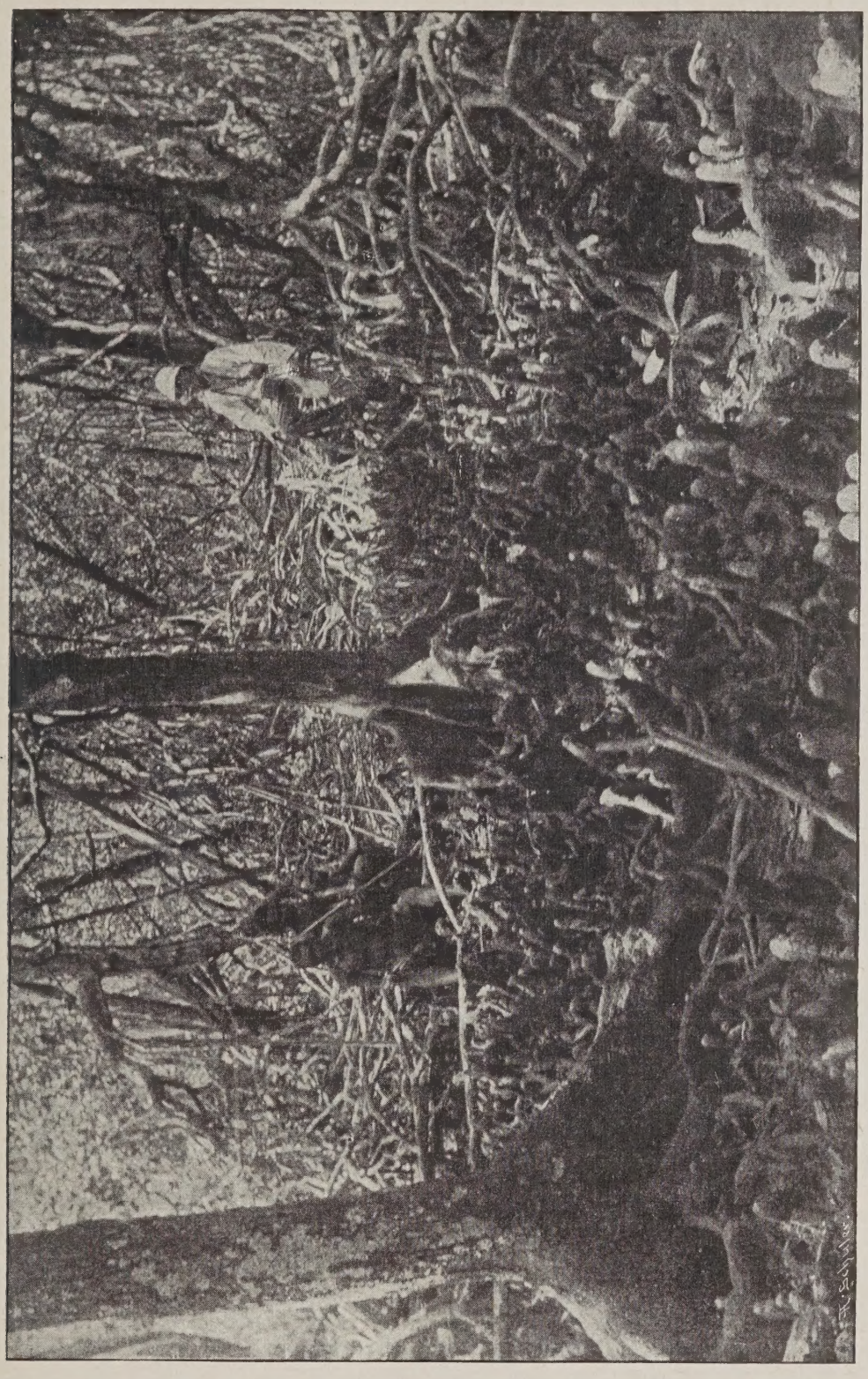


Fig. 127. Kniewurzeln (s. S. 300) am Boden eines Mangrovewaldes. (Nach Schnee.)

Gehölzen findet sich meist graues Buschwerk, dem bei uns häufig die in der Nähe der Badeorte fast ausgerottete schöne blaugraue Stranddistel (*Eryngium maritimum*, S. 213 Fig. 93) beigemischt ist.

Salzwiesen und **Salzsümpfe**[154] finden sich an den Meeresküsten hinter den Dünen oder auch unmittelbar an der Küste ausgebildet, im Binnenlande dort, wo das salzhaltige Wasser zusammenläuft. Ist die Konzentration des Salzes keine sehr starke, so ist die Formation wiesenartig dicht mit Kräutern bedeckt, und oft verrät nur die Kenntnis der Salzpflanzen äußerlich die Anwesenheit von Salz. Nimmt die Konzentration des Salzes aber zu, so daß mehrere Prozent Salz vorhanden sind, so wird die Vegetation eigenartig, die dickfleischigen und die grauen Gewächse nehmen zu. Hier läßt sich recht gut die Einwirkung des Salzes auf den Pflanzenkörper studieren. Trotzdem Wasser im Übermaße vorhanden ist, zeigen die Pflanzen typische Einrichtungen zur Herabsetzung der Verdunstung. Diese sind auch sehr nötig, denn da die Pflanzen nur einen kleinen Teil des im Wasser gelösten Salzes für sich verbrauchen können, so würde bei starker Verdunstung sehr bald im Pflanzenkörper sich eine derartige Menge an Salz aufspeichern, daß das Protoplasma davon absterben müßte, die Pflanze würde „gepökelt". Bei stärkerer Konzentration des Salzes ist der Boden meist locker bedeckt, bei uns findet sich an den tiefer gelegenen Stellen

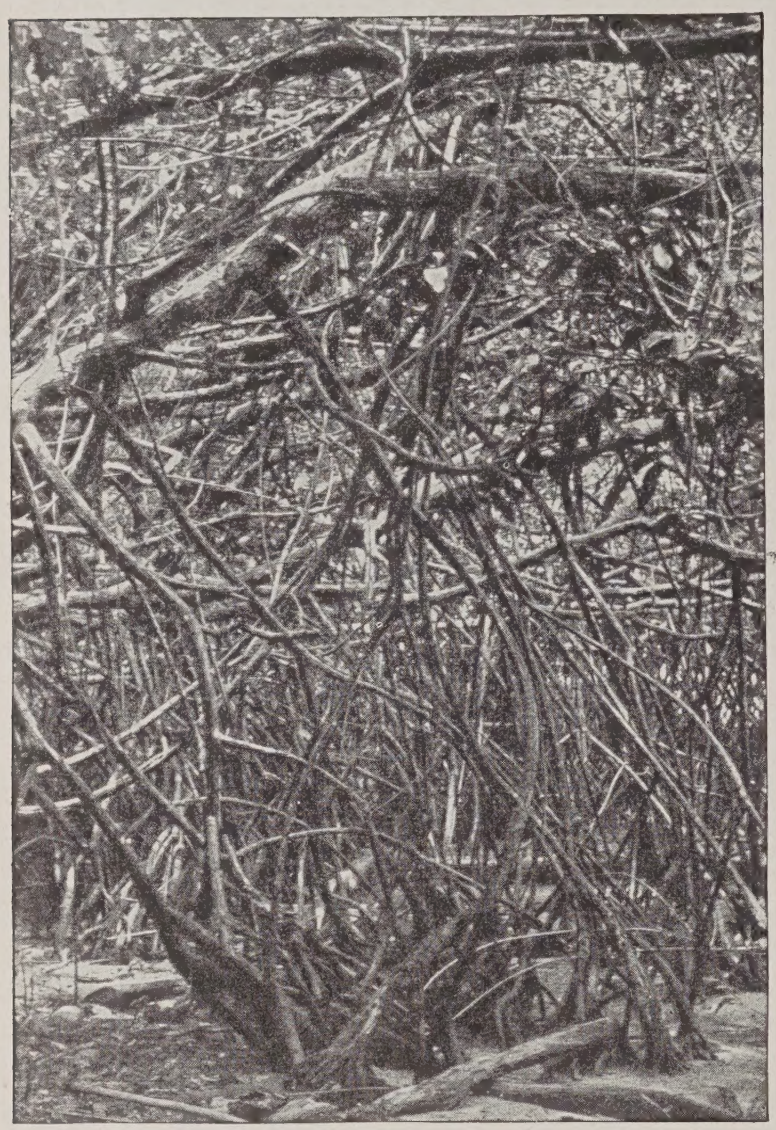


Fig. 128. Wurzelgeflecht in einem Mangrovewalde. (Nach Schnee.)

[154] Bernátsky, J., Haloph.-Fl. Sodabod. Ungar. Tiefl. in Ann. Mus. Nat. Hung. III (1905). — Amerika: Pound, R., a. Clements, F. E., Phytogeogr. Nebr. I Gen. Surv. Linkoln 1898 (1900). — Hitchcock, A. S., Ecolog. plant geogr. of Kansas Trans. Acad. Sc. St. Louis VIII (1898). — Harshberger, J. W., Ecol. study New Jersey strandfl. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LII (1900), LIV (1902).

dann der Salzaster *(Aster tripolium)*, das Glasschmalz, Queller *(Salicornia)*, *Triglochin maritima*, *Festuca thalassicà* usw. an. Die höher gelegenen Stellen sind bei unregelmäßigem Boden meist kahl, denn wenn der Boden dort auch nur kurze Zeit trocken wird, bedeutet das für die kurze Zeit eine solche Konzentration des Salzes, daß selbst unsere Salzpflanzen absterben. — In den Tropen findet sich eine sehr eigenartige Sumpfformation, die

Mangrove.[155] An den schlammigen Ufern ruhiger Meeresbuchten wächst eine Gebüschformation auf, deren Gehölze oft merkwürdig in dem losen Boden verankert sind; von den bogig aufstrebenden Ästen entspringen zahlreiche Luftwurzeln, die in den Schlamm hineinwachsen, so daß der Baum auf zahlreiche Stelzen zu stehen kommt und stabil genug wird durch die breite Grundfläche, auch Wasserstandsschwankungen, Ebbe und Flut, zu ertragen, ohne entwurzelt zu werden. In dem luftarmen Schlamm verschaffen sich, wie auch sonst an sumpfigen Stellen in den Tropen die Wurzeln Luft durch eigenartig gestaltete Atemwurzeln, die knieartig oder spargelartig aus dem Boden herausragen und so eine Verbindung mit der atmosphärischen Luft herstellen (Fig. 125, S. 291). Auch die Vermehrung dieser Gewächse ist sehr bemerkenswert. Zu einer echten Samenbildung kommt es nicht, es tritt kein Dauerzustand ein. Aus der jungen Frucht wächst sogleich die Wurzel als keulenförmiges Gebilde nach unten (Fig. 129). Hat der Keimling so eine gewisse Länge (bis über $^1/_2$ m) erreicht, so läßt es sich los, und fällt auf den Schlamm, durch die schwerere

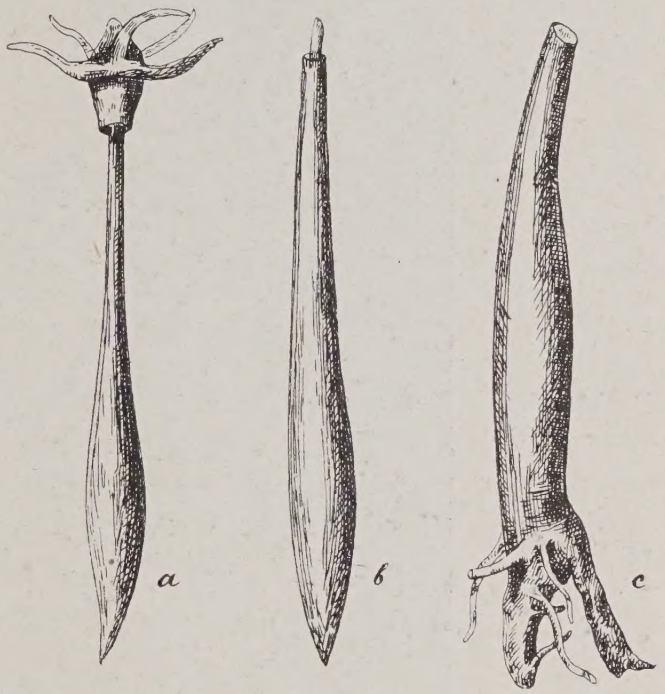


Fig. 129. Samen und Keimlinge eines Mangrovebaumes *(Kandelia)*, *a* die Frucht, *b* der Keimling, *c* derselbe mit den ersten Wurzeln am Grunde. (Nach Schimper.)

[155] Warming, Eug., Rhizoph. Mangle Engl. Jahrb. IV (1883). — Hemsley, W. B., Disp. pl. ocean. curr. Challeng. Rep. Bot. I (1885). — Göbel, K., Luftwurz. Sonneratia in Ber. D. Bot. Ges. IV (1886). — Karsten, G., Mangr. Veg. Mal. Arch. Bibl. Bot. XXII (1891). — Haberlandt, G., Bot. Tropenr., Leipzig 1893. — Tansley, A. G., u. Fritsch, F. E., Sketches Veget. in New. Phytol. IV (1905). — Guppy, H. B., Obs. nat. Pacif. II, London 1906.

Spitze sich tief einbohrend und dann durch schnell entwickelte Seitenwurzel verankernd (Fig. 129 *c*). Im Bereiche der Mangrove bilden niedrige Palmen (*Nipa*, Taf. 15) u. a. z. T. merkwürdige Gewächse, Dickichte und Bestände.

In den **Salzgewässern** lassen sich zwei sehr verschiedenartige Formationen unterscheiden. Zunächst sei an den Meeresküsten die

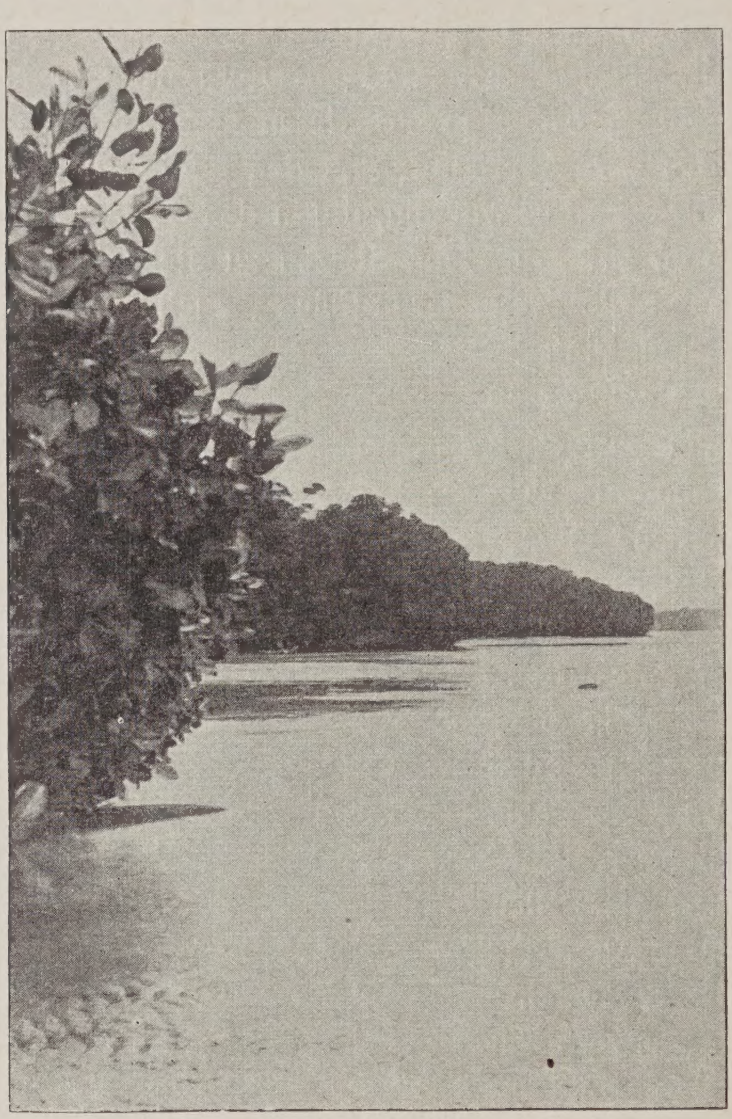


Fig. 130. Mangrove an ruhiger Bucht. (Nach Schnee.)

Vegetation der Meereswassers erwähnt. Auf losem Boden sind es Seegräser (*Zostera* usw.),[156] den Familien *Potamogetonaceae* und *Hydrocharitaceae* angehörig, die Bestände bilden. Interessant

[156] Ascherson, P., Geogr. Verbr. Seegräser Peterm. Mitt. 1871, Neueres bei Graebner in Engl. Pflanzenreich Potamogetonaceae. — Balfour, B., Genus Haloph. Trans. Soc. bot. Edinb. XIII (1878). — Holm, Th., Rech. anat. Monoc. subm. in Bih. Sv. Vet. Akad. Handl. IX (1885). — Svedelius, N., Life-hist. of Enalus Ann. R. Bot. Gard. Peradenya II (1904). — Ostenfeld, C. H., Prelimin. rem. distr. biol. Zost. Bot. Tidsskr. XXVII (1905); Aalegräss. (Zost.) Växtforh. (auch engl.) Ber. Dansk. Biol. Stat. XVI (1908).

ist, wie die verschiedenen Familien und Gattungen angehörigen Seegräser z. T. eine völlig übereinstimmende Tracht (s. S. 4) angenommen haben. Bandartige Blätter sind der Typus, auch die Ausbildung des Blütenstaubes als lange Fäden zur Übertragung durch das Wasser ist mehreren gemeinsam. — Auf Felsenboden spielen Algen eine große Rolle, sie können zu den längsten Gewächsen der Erde werden, bis über 200 m. Mit der Wassertiefe wechseln die Algen, wie oben S. 202 angeführt ist, wohl schon durch die Belichtungsverhältnisse. Die Farbe der Meere hängt sehr wesentlich ab von der Menge des Planktons (s. S. 202). Schütt sagt darüber: „Das reine Blau ist die Wüstenfarbe der Hochsee. Dem Grün der Wiesen vergleichbar ist die Vegetationsfarbe der arktischen Fluten, doch die Farbe üppigster Vegetation des größten pflanzlichen Reichtums ist das schmutzig grünliche Gelb der seichten Ostsee.“ Die Farbe wird erklärlich dadurch, daß viele der Planktonorganismen (Diatomeen usw.) braune Farbstoffe besitzen.

Im Binnenlande und in der Nähe der Küsten haben Salinengewässer eine sehr abweichende Flora. Oft sind es nur wenige Arten, die in etwas stärker salzigem Wasser ihr Leben fristen. Neben einigen Algen (von denen etliche auch im Süßwasser vorkommen) sind es besonders die Potamogetonaceen *Ruppia* und *Zannichellia*, die oft in großen Massen auftreten, ihnen gesellen sich meist nur noch wenige andere Blütenpflanzen zu. In stärker konzentriertem Salzwasser findet sich oft keine einzige Blütenpflanze.

REGISTER

Aaronsohn 156.
Abart 101, 111.
Abelmoschus 159.
Abies 143, 146, 147, 173.
Abieteen 58.
Abromeit 106, 298.
Acacia 154, 158, 160, 256.
Acanthus 152.
Acer 71, 74, 77.
Ackerdistel 134.
Ackerflora 133.
Ackerunkräuter 130.
Acorus 1, 127.
Actinidia 285.
Adamovič 154, 277, 279.
Adansonia 163, 222.
Adenostyles 83.
Adlerfarn 126 127, 190.
Adlerfarnformation 135.
Adventivpflanzen 131.
Aërenchym 290, 291.
Aesculus 86.
Affenbrotbaum 163.
Agapetes 221.
Agathis 62, 190.
Agave 133, 154, 163, 173, 175, 227.
Agrostis 281.
Ahorn 71, 74, 83, 93, 142, 259, 282.
Aizoaceen 227.
Akazie 150, 182, 188.
Akaziengestrüpp 277.
Alchimilla 100, 117, 180.
Aldrovandia 124.
Aleppo-Kiefer 151.
Alethopteris 40.
Algen 31, 208, 213, 260, 303.
Alismataceae 69.
Aluvium 18.
Alnus 91, 142.
Aloë 163, 165, 227.
Alopecurus 185.
Alpenveilchen 228.
Alsophila 189.
Alterserscheinungen 294.
Altingia 171.
Amarantus 132.
Amaryllidaceen 67, 227.
Ameisengärten 179.
Ameisenpflanze 255, 256.
Amelanchier 77, 86, 132.
Ammomum 172.
Ammophila 298.
Amsler 83.
Anacardium 175.
Anagallis 113.
Anagyris 87.
Ananas 175.
Anastatica 159.
Andersson, G. 85, 89, 91, 95, 100, 140, 183.
Andromeda 68, 139.
Andropogon 163, 167.
Androsaces 80, 119.
Anemone 67.
Angiospermae 30, 60, 61.
Ankömmlinge 131.
Annularia 42.
Anona 175.
Anpassungsfähigkeit 203.
Ansiedler 133.
Anthodea 280.
Anthostema 64.
Apfel 66, 142, 185.
Apfelbaum 167.
Apocynum 87.
Aprikose 156, 208.
Araceen 177.
Arachis 153, 164.
Aralie 144.
Araucaria 52, 71, 179, 184, 189.
Arber 29.
Arbutus 173.
Archaikum 17.
Archipsilophyten 30.
Archirhynia 31.
Archophioglossaceae 31.
Arctostaphylus 91.
Areca 171.
Areschoug 95, 99, 207.
Aretiastrum 120, 179, 180.
Aristida 158.
Aristolochia 134, 286.
Arktische Pflanzen 198.
Arktotertiäre Flora 71, 146.
Armleuchtergewächse 86.
Arrow-root 175.
Artemisia 134, 146, 155, 250.
Artisia 52.
Artischocke 133, 153.
Artocarpus 65, 172.
Aruncus 231.
Arven 242.
Asarum 87, 201.
Ascherson 8, 109, 110, 117, 127, 131, 132, 134, 136, 141, 143, 144, 158, 175, 193, 210, 229, 274, 302.
Askenasy 214, 269.
Aspidium 37.

Asplenum 197.
Assimilate 270.
Assimilationsarbeit 197.
Assimilationsorgane 216.
Assimilationsperiode 217.
Aster 133, 148, 300.
Asteriscus 273.
Asterosperma 190.
Astragalus 146, 180.
Atemhöhle 223.
Atemwurzeln 291.
Ätherisieren 269.
Atlantische Pflanzen 143.
Atriplex 188.
Aucuba 144.
Auferstehungspflanze 218.
Auflagerung 254.
Augentrost 116.
Avicennia 253.
Avocado-Birne 175.
Azalea 91.

Bacillariaceae 33.
Backmer 86.
Baer, von 139.
Baiera 57.
Bärenklau 146.
Bärentraube 295.
Bärlapp 38, 57, 126.
Bakterien 208, 245, 261.
Baldrian 78, 119, 120, 180, 187.
Balfour 302.
Ball 90.
Balsamine 132.
Balsampappeln 150.
Bambusa 169.
Bambuseen 144, 148, 181, 185, 186, 271, 287, 289.
Bambusgebüsche 277.
Bambuspalme 163.
Bambuswald 168, Taf. 10.
Bamia 159.
Banane 163, 171, 180.
Baobab 163, 222.
Bastardbildung 113.
Batate 164.
Bath 264.
Batrachium 44.
Baum der Reisenden 167.
Baumfarne 154, 166, 177, 189, Taf. 13.
Baumsämling 267.
Baumwolle 150, 153, 159, 171, 175.
Baur, E. 114, 118.
Beccari 171.
Beck, G. v. 84, 88, 154, 277, 279.
Bedecktsamige 60, 61.
Beerkrautdecke 254.
Begoniaceen 187.
Beifuß 146, 155.
Belaubung 270.
Belichtung 303.
Bellis 242.
Belonanthus 120.
Bennett 128.
Bennettitales 51.
Bentham 12.
Bentheim, O. v. 125, 257, 295.
Berberis 146, 179, 181.
Berberitze 78, 179.
Bergahorn 79.
Berg-Rüster 272.
Bergwald 171.
Bernátsky 239.
Bernstein 70, 72.
Berry 18.
Bertholletia 178, Taf. 17.
Berufskraut 150.
Betel-Nuß 171.
Betula 76, 77, 91, 93, 96, 142, 144.
Betulaceen 63, 71.
Bezold 238.
Biegungsfestigkeit 241.
Bienensaug 230.
Big tree 147. Taf. 1.
Binnendünen 276.
Birke 71, 82, 91, 142, 146, 270, 282.
Birkendickicht 289.
Birkenwälder 144.
Birnbaum 142, 167.
Birne 66, 271.
Bixa 175.
Blattmosaik 202.
Blattschneideinsekten 256.
Blaugummibaum 188.
Bleichsand 247.
Bleisand 247.
Blütendrang 223.
Blütenentwicklung 271.
Blütenhülle 64.
Blütenpflanzen 139, 186, 294.
Blütenstaub 49.
Blumenblätter 64.
Blumenkohl 120.
Blumenpflanzen 64.
Blumenrasen 147.
Blumenzwiebel 228.
Blutjohannisbeere 146.
Blutstropfen 113.
Blytt 88, 89, 92, 93.
Bodenbeschaffenheit 243, 249, 251.
Bodendecke 252.
Bodenfeuchtigkeit 273.
Bodenflora 259, 260.
Bodenmüdigkeit 268.
Bodenständige 250.
Bodenverhältnisse 272.
Bohne 163, 172, 175, 181.
Bolle, C. 156.
Bolus 165.
Bonnier 195, 204, 215, 280.
Borassus 171, Taf. 5.
Borggrewe 239.
Borneo-Kampferbaum 171.
Botrydium 23.
Bouteloua 149.
Brachsenkräuter 58.
Brackebusch 181.
Branderde 247.
Brandis 271.
Brasenia 83.
Brasilienholz 178.
Brasil nuts 178.
Bray 148.
Brechwurzel 178.
Brennessel 289.
Bretzl 1, 2.
Briquet 88.
Brockmann-Jerosch 279.

Brombeere 115, 119, 138.
Bromeliaceen 148, 174, 179, 222, 234, 235.
Bromeliaceenstrauch 183.
Brongniart 10.
Brotfruchtbaum 62, 65, 172.
Broussonetia 144, 145, 172.
Brown, Rob. 6.
Brownea Taf. 22.
Bruchwald 253.
Bryophyta 30, 31.
Buch, Leop. v. 5.
Buche 71, 91, 142, 185, 230, 282.
Buchenperiode 93.
Buchenwald 235, 260, 280.
Buchloë 149.
Buchsbaum 120.
Buekers 100.
Buffalograss 149.
Buhse 159.
Buntsandstein 17, 57.
Burbank 114.
Burgerstein 198, 232.
Bursera 176.
Buscalioni 202.
Buschbestände 151.
Buschsteppe 189.
Buschwald 183.
Buschwerk 267.
Buser 117.
Butterbaum 163.
Butyrospermum 163.
Buxaceen 187.

Cactaceae 149.
Cactaceen 128.
Cacteen 218.
Caesalpinia 178.
Cajander 297.
Calabassenbaum 179.
Calamarien 44.
Calamiten s. Kalamiten.
Calamus 169.
Calla 167.
Calligonum 155.
Callipteris 54.
Calluna 295, 296.
Calycanthus 66, 77.
Camelina 134.
Camille s. Kamille.
Campanula 80.
Campos 178.
Candelaber-Wolfsmilch 157.
Candolle, De, Alph. 6, 10, 214.
Candolle, De, Augustin Pyramus 6.
Candolle, De, Cas. 211.
Canella 176.
Caprifico 153.
Caprifolium 120.
Capsella 104, 223.
Capsicum 164, 175.
Caranda-Palme 182.
Carbon s. Karbon.
Cardamine 127.
Cardamomen 172.
Carex 124.
Carica 164, 175.
Carludovica 177.
Carpinus 142.
Carya 79.
Caryophyllus 172.
Caryota Taf. 12.
Cassiope 139.
Castanea 74, 82, 86, 151, 250.
Castilloa 177.
Casuals 131.
Casuarina 188.
Cattleya 261.
Cauliflorie 286, 287, Taf. 22.
Cavanillesia 222.
Cavannaharz 176.
Cecropia 176, 177, 256.
Čelakovský 61.
Celastrus 259.
Cenoman 18, 62, 68.
Cephaëlis 178.
Cerastium 138.
Ceratonia 2, 87, 153.
Ceratozamia 174.
Cercis 77, 86.
Cereus 179, Taf. 18.
Chamaedorea 174.
Chamaepericlymenum 96.
Chamaerops 79, 87, 151.
Chara 86.
Characeae 30, 31.
Charophyta 30, 31.
Chenopodiaceae 155.
Chenopodium 181.
Chodat 49.
Christ 90. 95, 99, 156, 280.
Chrysanthemum 133, 134, 145.
Chrysoplenium 119.
Chun 184, 202.
Cicuta 290.
Cinchona 172, 180, 181.
Cinnamomum 69, 82, 145, 172.
Circaea 115.
Cirsium 92.
Cistaceen 187.
Cistus 151.
Citrullus 158, 163.
Cladonia 295.
Clarke, C. B. 169.
Clements 148.
Clivia 271.
Cleve 140.
Coca 180.
Cochlearia 186, 208.
Cockayne 190.
Cocos 171.
Coffea 163, 172.
Cohn 213.
Coleochaetaceae 24.
Cola-Nuß 163.
Colletia 181.
Colocasia 172.
Colonists 133.
Coloquinthe 158.
Comptonia 71.
Compositae 67, 68, 122, 155.
Confervales 24.
Coniferen 57.
Conjugatae 33.
Conwentz 63, 72, 95, 213, 257.
Copernicia 182.
Corchorus 159, 171.
Cordaianthus 53.
Cordaitaceae 52.
Cordaitenbaum 52, 53, 55.

Cordaites 52, 53.
Coriaria 87.
Correns 100, 114.
Cormophyten 28, 30, 31.
Cornus 96.
Cortezbaum 173.
Corydallis 152, 257.
Corypha 171.
Coville 173.
Cowles 148.
Crassulaceen 165, 173, 227.
Crataegus 66, 277.
Credner 83.
Credneria 62.
Crescentia 179.
Crocus 153, 228.
Cryptomeria 144.
Culcitium 181.
Cupressus 147, 154.
Cupressoideen 58, 63.
Curcuma 172.
Custard-apple 175.
Cycadaceae 144.
Cycadaceen 49, 51, 52, 148, 171, 174, 188.
Cycadales 59.
Cycadeen 50, 166, 171.
Cycadeoidea 52.
Cycadofilix 49.
Cycadophyten 55.
Cycas 50, 145.
Cynara 153.
Cyperus 163.
Cypressen 154.
Cypress-swamps 148, 289.
Cytisus 123.

Dahlienrassen 107.
Dakotah-Group 68, 69.
Dalbergia 178.
Damarafichte 62, 190.
Darwin 10, 11, 12, 13, 100.
Dasylirion 173.
Dattelpalme 132, 153, 157, 158, 159, 212.
Datura 133, 134.
Dauerbestrahlung 195.
Dauerknospen 285.
Dawson 29.
Degen, v. 86.
Delpino 174.
Dendrobium 271.
Denizens 134.
Detmer 209, 232.
Devon 17.
Dewalquea 62.
Dianthus 111.
Diapensia 91, 139.
Diatomeen 33, 303.
Dichotomie 24.
Dickenwachstum 268.
Dickicht 169.
Dicksonia 189.
Diels 16, 90, 118, 168, 183, 187, 188, 189, 190, 217.
Diervilla 144.
Dikotyledonen 62, 67, 69, 221.
Dikotylen 69, 221.
Diluvialboden 244.
Diluvialperiode 82.
Diluvium 18.
Dioon 174.
Dioscorea 80, 164, 172, 226.
Dioskorides 3.
Diosmeen 166.
Diospyros 145.
Dipsacaceae 68.
Dischidia 235.
Djangel 169.
Dogger 17.
Doldengewächse 156.
Dolichos 163, 172.
Dornbuschformation 170.
Dornbuschland 177.
Dorngebüsch 178, 161, 183.
Dorno 200, 201.
Dornsträucher 182, 276.
Dornwald 161, 169, 178, 288.
Dougal, Mac 104, 173, 273.
Douglastanne 146.
Dove 166.
Draba 138.
Dracaena 71, 157, 163.
Drachenbaum 71, 157.
Drift 128.
Druce 92.
Drude 8, 12.
Dryas 91.
Drymis 181, 221.
Dryobalanops 171.
Dschungel 169.
Dubois, E. 82.
Dürre 272.
Dürreperiode 273.
Dulichium 83.
Durchlüftung 252, 253, 290.
Durian 172.
Durio 172.
Durra 153, 159, 163, 172.
Dusén 71, 185, 282, 297.
Dyas 17, 55, 86.

Ebenales 68.
Ebenholz 176.
Eberesche 77.
Echeveria 173.
Echinothamnus 163.
Echium 157.
Edelraute 277.
Edelweiß 250, 277.
Efeu 82, 285.
Ehrenpreis 80, 134, 190, 229, 230.
Eibe 58.
Eiche 71, 74, 78, 85, 87, 91, 93, 142, 146, 151, 171, 173, 176, 181, 226, 242, 278, 282.
Eichhornia 294.
Eichler 89, 276.
Eierfrucht 172.
Einwanderer 132, 142.
Elaeis 162, Taf. 6.
Elastizität 241.
Elephantenbaum 163.
Elephantenlaus 163, 175.
Eleusine 172.
Elodea, s. Helodea.
Elymus 298.
Embryonalzelle 35.
Embryonen 51.
Embryosack 48 ff.
Emeis 247.
Empetraceen 187.
Empetrum 139, 140, 185.

Empfindlichkeit 241.
Endemismen 187.
Endochylem 222.
Energie, kinetische 230.
Engler, A. 3 ff., 14, 22, 34, 68 ff., 83, 86, 92, 95, 99, 121, 136, 140 ff., 144, 150, 152, 156, 157, 159, 160, 162, 163, 165, 175, 186.
Engler, Arn. 269.
Entlaubung 270.
Enzian 116, 119, 180, 185.
Eocaen 18, 68, 69, 87.
Eopteris 15.
Epharmonie 14.
Epharmose 14, 16, 119.
Epimedium 87.
Epidermis 222.
Epiphyten 171, 178, 185, 221, 234, 235, 259, 260, 283, 287, Taf. 20.
Epipogon 265.
Equiseten 186.
Eranthis 87, 260.
Erdbeerbaum 173.
Erdbohne 163.
Erderbse 163.
Erdflechte 158, 214.
Erdmann 125, 257.
Erdnuß 153, 164, 175.
Erica 152, 166, 295, 296, Taf. 14.
Ericaceen 176, 177, 181, 187.
Ericales 69.
Erigeron 133, 150.
Eriken, Capensische 126.
Eriobotrya 145.
Eriophorum 91, 296, Taf. 23.
Erle 71, 74, 79, 85, 91, 146, 253.
Erlenbrüche 289.
Erlenperiode 93.
Erophila 102.
Erosion 265.
Erstickung 267.
Eryngium 213, 299.
Erythroxylon 180.
Escallonia 181.
Esche 93, 142.
Escherich 160, 164.
Espartogras 151.
Espeletia 181.
Ete 178.
Eucalyptus 133, 147, 154, 188, 278.
Euchlaena 108, 175.
Eucalyptuswald 187.
Euphorbia 64, 65, 157, 163, 222, 227.
Euphorbiaceen 64, 185.
Euphrasia 116.
Evi 172.
Evonymus 144.
Exkretstoffe 271.
Exocarpus 188.

Fabiana Taf. 19.
Fadenalgen 21 ff.
Fächerpalme 70, 189.
Fäulnisbewohner 261.
Fagaceen 63.
Fagales 69, 71.
Fagonia 123.
Fagopyrum 134.
Fagus 93, 142, 190.
Farne 31, 36, 37, 55, 57, 136, 171, 190.
Farne, samentragende 50.
Farnsamer 49.
Farnwälder 287.
Fatsia 144, 145.
Faulbaum 93.
Federgras 156.
Feige 87, 151, 153, 170.
Feigenkaktus 133, 154.
Feilberg 336.
Felsenbirne 86.
Felsenpflanzen 214, 277.
Felsenvegetation 276.
Festuca 301.
Fettbaum 270.
Fettehenne 146.
Fichte 71, 91, 93, 95, 99, 125, 148, 204, 205, 224, 230, 231, 282.
Fichtenspargel 87, 261.
Fichtenwald 146, 280.
Fichte, Zuwachs 225.
Ficus 87, 151, 153, 163, 170, 198, 210, 221, 271, Taf. 9, 11.
Fieberrinde 172.
Fieberrindenbaum 180.
Fiederpalme 70.
Filz 210.
Filzhaar 223.
Fingerkräuter 100, 146.
Firmiana 272.
Fischer, A. 212, 269.
Fitzroya 184.
Flachs 134.
Flachs, neuseeländischer 190.
Flahault 157, 204, 252, 277.
Flechte 139, 218, 243, 260, 263, 294.
Flechtendecke 226.
Flechtenheide 295.
Fleischerpflanzen 144.
Fliche 83, 250.
Flieder 86.
Florengebiete 138.
Florenreich 136, 138, 186.
Floristen 137.
Flottlehm 243.
Focke 115, 241, 295.
Föhn 238.
Forbes 10.
Forst 257.
Forstkultur 125.
Forsythia 87, 144.
Fourcroya 173.
Fragaria 150.
Frangula 93.
Frauenmantel 100, 117, 180.
Fraxinus 142.
Frenela 189.
Friedenspalme 50, 144, 145.
Friedrich 70, 94.
Fries 181. 226, 227.
Frischgewicht 269.
Fritsch 301.
Frostschaden 210.
Früh 239, 248, 296.
Frühjahr 215.
Frühlingsblüher 145.

Frühlingskreuzkraut 131.
Frühlingsspergel 229.
Fucaceen 26, 31.
Fuchsia 66, 173, 180, 185.
Fuchsschwanz 132, 185.
Furrer 280.
Fußstapfen der Weißen 134.

Gabelspaltung 24.
Gaertner 115.
Gänseblümchen 242.
Gänsedistel 157.
Gagelstrauch 71, 143, 297.
Galactodendron 177.
Galeriewald 160, 177, 178, 288.
Galinsoga 133, 211.
Galium 173, 201.
Galmei 250.
Ganong 297.
Garcinia 172.
Garrigue 277.
Gauchheil 113.
Gauklerblume 133, 147.
Gault 18, 60.
Gaultheria 177, 190.
Gaylussacia 177.
Gebang-Palme 176.
Gebüschformation 135, 277.
Gefäßpflanzen 136.
Gehölze 95, 141.
Geinitz 84, 239, 240.
Gentiana 116, 119, 180, 185.
Georginenrassen 107.
Geranien 166, 227.
Gerste 156, 172, 199.
Gertz 202.
Geschlechtsorgane 46 ff.
Gesneraceae 77, 84, 174, 222.
Gespinstfaser 171.
Getreide 156, 163, 172.
Getreidekörner 208, 269.
Getreidesamen 207.
Geumbastarde 114.
Geyler 27.
Giesenhagen 113.
Gilg 30, 121.
Ginkgo 49, 57, 79, 82, 144.
Ginkgoales 55.
Ginster-Arten 151.
Giraud-Soulavie 4.
Glasschmalz 300.
Glazialperiode 80.
Gleichenia 62.
Gleicheniaceae 77.
Glockenblumen 80.
Glockenheide 295.
Glossopteris 43, 55, 56, 57.
Glück 291.
Glyptostrobus 74.
Gmelin 4.
Gnetales 61, 64.
Göbel 181, 235, 301.
Gondwana 56.
Gonocaryum 220.
Göppert 43.
Götterduft 166.
Gossypium 153, 175.
Gothan 18, 19, 25 ff., 68, 70, 71, 72, 79, 289.
Graebner 2, 22, 78, 90, 92, 98, 109, 110, 117, 119, 121, 124, 125, 131, 133, 143.
Graeser 149, 156, 179, 180, 259, 281, 294.
Grammagras 149.
Granadilla 175.
Granatapfel 79, 87, 153.
Grandeau 250.
Gras 69, 126.
Grasbaum 188.
Grasflur 166, 177, 288.
Grasflurformation 145, 170,
Grasflurklima 149, 154, 161, 226, 229, 374.
Grasheide 296.
Grassteppe 182, 189.
Graswuchs 236.
Grauweide 93.
Grave 203.
Gregory, J. W. 80.
Grenze 129.
Grisebach 4, 7, 8, 9, 11, 140, 141, 142, 143, 176.
Grisselinia 182.
Groom 221.
Grünalgen 26.
Grünerle 280.
Guajakholz 176.
Gummi-Akazie 160.
Gummi Arabicum 158.
Gummigutt 172.
Gunnera 184.
Guppy 301.
Gurke 172.
Guttenberg 277.
Gymnospermae 57, 61.
Gypsophila 146.

Haarbildung 210.
Haare 222.
Haargras 156.
Haarleisten 230.
Haberlandt 169, 198, 201, 203, 220, 288, 301.
Haberlea 79.
Habichtskraut 100, 117, 119.
Hackbau 2.
Hackel 112.
Hahn, Ed. 2, 3, 279.
Haeckel 192.
Hängebirke 93, 142.
Haftwurzeln 285.
Hagebutte 66.
Hahnenfuß 144, 146.
Hainbuchen 71.
Hakenkiefer 242.
Hakenklimmer 285.
Halbbürger 134.
Halbkulturformationen 132, 133, 278.
Halbsträucher 158, 190.
Halbwüste 161.
Halfagras 151.
Haliserites 26, 27.
Hallier 30.
Halophila 189.
Haloxylon 155.
Hanf 156.
Hann 8, 148, 149, 168, 214, 217, 238, 288.
Hansen 239.
Harpagophyton 165.
Hartlaubflora 226.
Hartlaubpflanzen 166.

Hartz 83, 199.
Hasel 79, 82, 93.
Haselnüsse 71.
Haselwurz 87.
Heckenkirsche 119.
Heer, O. 383.
Heide 150, 247, 295, Taf. 23.
Heiden 94.
Heideformation 273, 294, 295 ff.
Heidegebiete 143.
Heidekraut 125, 143, 152, 166, 223, 247, 295.
Heidelbeere 295.
Heidemoor 265, 266, 272, 296.
Heidepflanzen 125, 251, 296.
Heidesand 246.
Heinricher 203, 204, 262.
Heintze 28, 29, 30.
Hekistothermen 138.
Helfer 258.
Helianthus 150.
Helianti 150.
Hellmann 98.
Helobiae 31.
Helodea 127, 128, 132, 150, 294.
Hemitelia 166.
Hemlock-Tanne 148.
Hemmungsschicht 294.
Hemsley 12, 301.
Henna 172.
Hensen 289.
Henslow 216.
Hepaticae 32.
Heracleum 146.
Herbst 215.
Herbstzeitlose 228.
Herzblatt 280.
Hevea 171.
Hexenkräuter 115.
Hexenringe 268.
Hieracium 100, 117, 119.
Hieronymus 181, 182.
Hippophaës 277.
Hirschgeweihfarne 235.
Hirschzunge 198.
Hirse 172.
Hirtentäschel 222.
Historische Zeit 130.
Hitchcock 149.
Hochmoor 185, 231, 265, 266, 272, 296, Taf. 23.
Hochmoortorf 249.
Hochreutiner 157, 291.
Hoeck, F. 127, 130.
Höhnel, v. 235.
Hörich 49, 51.
Holm 302.
Holst 84.
Holzgewächse 176.
Holztracheiden 221.
Hooker, J. D. 11, 140, 186, 187, 190.
Hopfen 231, 289.
Hopfenbuche 87, 151.
Huber 237.
Hügel, sonniger 275.
Hülsenfrüchte 156, 163.
Humboldt, von, A. 4, 5, 6, 9, 92, 129, 210.
Humus 235, 244, 294, 295.
Humussäure 246 ff.
Hundskamille 134.
Hunfalvy 155.
Hungerblümchen 102.
Hutpalme 177.
Hyazinthen 67.
Hydathode 220.
Hydrangea 67, 78.
Hydrocharitaceae 302.
Hygrochasie 229, 274.
Hygroskopizität 253.
Hypnum 127.
Hypericum 67.
Hyphaene Taf. 5.

Igelstamm 163, 226.
Ilex 143, 178.
Immergrün 134.
Impatiens 132.
Indigo 172, 175.
Indigofera 172.
Ingwer 172.
Inselfloren 122, 136.
Insolation 210.
Interglazial 80.
Ipomoea 214, 298.
Iridaceen 67, 166.
Isochimenen 130.
Isoëtes 31, 58, 224, 297.
Isopyrum 87.
Isotheren 130, 143.
Jaccard 242.
Jasmin 86.

Jelängerjelieber 120.
Jetztzeit 60.
Jönsson 202, 273.
Johannisbeeren 78.
Johannisbrod 87, 153.
Johow 206.
Jordan 103.
Jost 291.
Jubaea 183.
Juba-Palme 183.
Judasbaum 86.
Juglandaceae 71.
Juglans 74, 86, 156, 181.
Jungfernzeugung 117.
Jungner 169, 230.
Juniperus 151, 176, 280.
Jura 17, 58.
Jussieu 6.
Jute 171.

Kaenozoikum 18, 69.
Kaffee 131, 132.
Kaffeebaum 163, 172.
Kaffernkorn 167.
Kahllegung 246.
Kahlschlag 258.
Kakao 175, 178.
Kaki-Pflaume 145.
Kakteen 78, 173, 179, 222, 223, 227, 257.
Kaktusform 4.
Kalamiten 42.
Kalkpflanzen 250.
Kalmia 128, 257.
Kalmus 127.
Kambrium 17, 25.
Kamellie 144.
Kamille 68, 133.
Kampferbaum 145.

Kandelaber-Euphorbie 157.
Kandelia 301.
Kanngießer, F. 174.
Kapflora 160, 164, 166.
Karbon 17, 38.
Kardun 153.
Karroo 165.
Karstflora 88, 146.
Karsten 8, 173, 179, 301.
Kartoffel 181, 198.
Kartoffelkraut 240.
Kaschu 175.
Kastanien 71, 151, 280.
Kaurifichte 190.
Kauri-Kopal 190.
Kautschukpflanze 177, 178.
Kearney 148.
Keilhack 83.
Kelch 64.
Kerguelenkohl 184, 186.
Kerner, v. A. 143, 202, 217, 277, 279, 280.
Kerstingiella 163.
Keuper 17, 58.
Kidston 28, 29.
Kiefer 71, 91, 125, 142, 148, 173, 176, 212, 224, 278, 282.
Kieferndickicht 289.
Kieselpflanzen 250.
Kigelia 163.
Kihlmann 139, 208, 211, 226, 239, 297.
Kirchner 67, 290, 292.
Kirschbaum 268.
Kirschblüte 145.
Kirsche 66.
Kißling 200, 204.
Kjellman, J. 208.
Klatschmohn 134.
Klee 280.
Klein, L. 239.
Kleinarten 102.
Kleinpappelwald 222.
Kletterpalme 169.
Klima 129.
Klimmhaken 285.
Knieholz 231.
Kniewurzeln 299.
Knightia 190.
Knollengewächs 165, 166, 218, 228, 273.
Knospenvariation 117.
Knuth 67.
Kochsalzdendrit 15.
Königspalme 176.
Köpfchenblütler 155.
Köppen 215, 219.
Körbchenblütler 68, 122, 165.
Kokosnuß 128, 171.
Kokosnuß, doppelte 128.
Kokospalme 171.
Kolkwitzia 290.
Kompaßpflanze 206.
Kompositen 179, 180.
Koniferen 221.
Kontinentalklima 250.
Koorders 171.
Kooper 170.
Kopra 171.
Kork 223, 291.
Kornblume 68, 130, 133.
Kornfeld 241.
Kornrade 130, 133, 134.
Kosmopoliten 133.
Krähenbeere 139, 140, 295.
Krasan 216.
Kraus 221, 251, 287.
Krause, E. H. L. 156.
Krautbaum 182.
Krautgewächse 227.
Krebs 210.
Kreide 18.
Kreide, untere 60.
Kreidezeit 32, 60.
Kriechweide 76.
Kreuzblütler 186.
Kreuzkraut 134.
Kronsbeere 150.
Kuckuck, P. 240.
Kürbis 172.
Kuhbaum 177.
Kulm 38.
Kulturformationen 132, 133, 278.
Kulturgewächse 163.
Kulturpflanzen 130, 149, 152, 156, 159, 172, 175, 181, 191.
Kunstwald 258.
Kupferschiefer 57.
Kupffer 92.
Kurtz 181.

Lace tree 176.
Lactuca 206.
Laichkräuter 86.
Lämmermeyr 197.
Längenwachstum 287.
Lärche 143, 146, 280, 282.
Lagerheim 211.
Lagetta 176.
Laichkrautgewächse 126.
Lamarck 100.
Landpflanzen 27.
Landregen 230.
Lang 28, 29, 243, 258, 272.
Langley 200.
Lappenweide 96.
Larix 143.
Laterit 243.
Lathraea 87.
Laubdecke 252.
Laubfall 270.
Laubhölzer 141, 144, 146, 148.
Laubmoose 32.
Laubschutt 254, 281.
Lauraceen 64, 185.
Laurus 87, 151.
Lavandula 151.
Lavendel 151.
Lawsonia 172.
Lebensbaum 148.
Lebermoose 32.
Lecanora 158, 214.
Lecythis 179.
Ledum 140, 267, 297.
Leguminosen 74.
Lehm 244.
Leiningen, Graf v. 296.
Leinunkräuter 134.
Leontopodium 250.
Lepidium 134.
Lepidodendron 44, 45.
Lepidophyten 38, 43.

Lerchensporn 152.
Leucadendron 167.
Leuchtmoos 201.
Lewis 297.
Lianen 170, 178, 185, 283, 284.
Libanon-Zeder Tafel 2.
Lias 17.
Libocedrus 147.
Licht 194.
Lichtbrechung 200.
Lichtflora 198, 205.
Lichtintensität 200.
Lichtpflanzen 198, 203, 205.
Lichtmessung 200.
Lichtsinnesorgane 201.
Lichtveränderung 199.
Lidforß 209, 216.
Liguster 209.
Liliaceen 67, 70, 166, 173, 190, 227.
Liliifloren 69.
Liliengewächse 163.
Linde 82, 85, 93, 94, 142, 270, 282.
Lindman 178.
Lindström 230.
Linnaea 119.
Linné 3, 6.
Linstow, v. 206.
Liquidambar 9, 10, 74, 79.
Liriodendron 65, 82, 148.
Litschi-Pflaume 172.
Livistona 189.
Llanos 176.
Lobelia 174, 297.
Lodoicea 128.
Löffelkraut 186, 208.
Loesener, Th. 121, 178.
Lößboden 156.
Loew, E. 67, 95.
Löwenzahn 117, 126, 280.
Loiseleuria 91, 139, 281.
Lolium 134.
Lomaria 191.
Lonchopteris 41.
Lonicera 119.
Loranthophyllum 190.
Lorbeer 79, 87, 151, 212, 242.
Lorbeergewächse 71, 72, 171.
Lorbeerwälder 282.
Lorenz 181.
Lorey 258, 272.
Lothelier 223.
Lotsy 49, 50.
Luffa-Gurke 172.
Luftbewegungen 236.
Luftfeuchtigkeit 232.
Luftgewebe 291.
Lufttrockenheit 238.
Luftzusammensetzung 193.
Lundegärd 243, 251.
Lundström 291.
Luyken 185.
Luzerne 156.
Luzula 257, 281.
Lyall 90.
Lyallia 186.
Lycopodiales 47.
Lycopodium 31, 38, 126.
Lyginopteris 44.
Lygeum 151.

Machaerium 178.
Macchia 147, 151, 277.
Madia 183.
Magnin 290, 292.
Magnolia 66, 67, 144.
Magnoliaceae 144.
Magnoliaceen 65.
Magnolie 82, 209.
Mahagonibaum 177.
Mahonie 146.
Mais 108, 109, 112, 153, 175, 181.
Macrochloa 151.
Malm 17.
Mammutbaum 58, 62, 65, 70, 74, 100, 121, 147, 187.
Mangifera 172.
Mango 172.
Mangobaum 271.
Mangostane 172.
Mangrove 222, 253, 299, 300, 301, 302.
Manicaria 177.
Manihot 175, 178.
Manila-Hanf 172.
Maniok 164, 175.
Manna 158.
Mannaflechte 214.
Maranta 175.
Marattia 51.
Marcgravia 205.
Marchantia 24.
Mariopteris 41.
Marloth 166, 167, 232.
Marsson 290.
Martius 12.
Mascarenen 167.
Massart 158, 214, 232, 273, 298.
Mate-Teepflanze 178.
Matricaria 133.
Matten 279, 281.
Maulbeerbaum 145, 175.
Maulbeere 79.
Mauritia 177.
Maydeae 108.
Mayer 247.
Mayr 211, 277.
Meconopsis 87.
Mediterranflora 88.
Mediterranvegetation 238.
Meeresalgen 202.
Meerfaden 27.
Meerzwiebel 151.
Meigen 89, 276.
Meliosma 272.
Melluco 181.
Melonenbaum 164, 175.
Melone 172.
Meluchia 159.
Mendel, G. 113.
Menispermaceae 82.
Mensch, Eingreifen des 257.
Menziesia 139.
Merope 179.
Mesembrianthemum 165, 222, Tafel 7.
Mesozoikum 17, 57.
Metroxylon 171.
Meyer, F. G. 275.
Mez 30, 209.
Mieren 146.

Migula 67, 128, 195, 196, 218, 255, 263, 282.
Mikrothermen 141.
Millan, Mac 296.
Milzkraut 119.
Mimosa 182, 195, 196.
Mimose 173.
Mimulus 133, 147.
Miocaen 18, 72.
Mirabilis 113.
Mischwald 259, 260.
Mißbildungen 112.
Mistel 261.
Mittagsblume 165.
Mitteleuropäisches Gebiet 141.
Mittelmeerflora 152.
Moeller 179.
Mohl 212, 268.
Mohn 67.
Molisch 208.
Moltebaer 96, 140.
Monokotyledonen 67, 69, 122, 281.
Monotropa 87.
Monstrosität 101, 112.
Monsunwald 288.
Moraceae 65.
Morus 145.
Moos 31, 35, 36, 127, 139, 171, 218, 243, 260, 281, 294.
Moosbeere 297.
Moosdecke 226, 252.
Moosrasen 138.
Moschuserdbeere 110.
Mottenkraut 140.
Müller, Fritz 271.
Müller, F. von 187.
Müller, H. 67.
Müller, P. E. 82, 244, 247, 282.
Müllersche Körperchen 256.
Mulgedium 257.
Murbeck 117.
Murr 279.
Musa 163, 171, 172.
Musaceen 166, 174.
Muschelkalk 17, 58.
Muskatnuß 172.
Mutation 104, 114.
Mykorrhiza 281, 282.
Myrica 143, 267, 297.
Myricaceae 71, 186.
Myriophyllum 86.
Myristica 172.
Myrmecodia 255, 256.
Myrmekochorie 256.
Myrmekophilie 256.
Myrsinaceen 68.
Myrtaceen 185.
Myrte 79, 87, 151, 242.
Myrtus 151.
Myzelien 243.

Nachtkerze 150, 180.
Nacktsamer 57.
Nacktsamige 61.
Nadelhölzer 57, 71, 140, 143, 144, 146, 147, 148, 189, 224, 270.
Nadelhölzer, sibirische 143.
Nadelholzwaldungen 141.
Nadelschutt 254.
Nadelwälder 235.
Nägeli 263.
Nährpflanze 145, 181.
Nährstoffarmut 252.
Nährstoffentzug 294.
Nährstoffreichtum 274.
Nahrungsarmut 251.
Nahrungsmangel 260.
Nahrungsmittel 172.
Nahrungspflanzen 155.
Nansen 194.
Nardus 296.
Narthecium 87.
Narzisse 67.
Nathorst 51, 59, 60, 75, 84, 85, 92, 95, 140, 199.
Natternkopf 134, 157.
Naturdenkmal 257.
Naturschutz 258.
Naturwald 258.
Naumann, F. 186.
Nebeg 159.
Nebel 230 ff.
Nebenblätter 287.
Neger 182, 259.
Negerhirse 153.
Nehring 83, 95.
Nelkengewürz 172.
Nelkenpfeffer 175.
Neocom 18, 62, 69.
Nephelium 172.
Nerium 68, 87, 151.
Nesselfaser 145.
Nestwurz 261.
Neue Merkmale 113.
Neumayr 75.
Neuropteris 39.
Neuweiler 85.
Nicotiana 150, 154.
Niederschläge 253.
Niederschlagsabnahme 219.
Niederungsmoore 265, 272.
Niederungspflanze 145.
Niederungstorf 248, 249.
Niederwuchs 274.
Nipa 289, 302, Tafel 15.
Noeggerathiopsis 56.
Nölke 75.
Noll 201.
Nothofagus 184.
Nutzpflanzen 132, 150, 153, 155, 156, 162, 172, 175, 176, 177.
Nymphaeaceae 44.
Nymphaeaceen 69.
Nymphaeen 66.

Obst 175, 185.
Obstbäume 156.
Obstgartensteppe 160.
Obstgehölze 172, 208, 271.
Odontospermum 273.
Oedogoniaceae 24.
Öl 175, 291.
Ölbaum 72, 87, 153.
Ölpalme 162, Tafel 6.
Ölpflanze 183.
Ölrose 271.
Oenothera 104, 105, 106, 108, 109, 110, 111, 113, 133, 150, 180, 185.
Olea 87, 153.

Oleander 68, 79, 87, 151, 212, 233.
Oligomeris 152.
Oligozaen 18, 70, 72.
Oliver 51.
Oltmanns 291.
Ombrophil 231.
Ombrophob 231.
Omorikafichte 83.
Omphalodes 87.
Ophioglossum 31.
Opuntia 133, 149, 154, 182.
Orchideen 67, 69, 122, 171, 222, 234, 265, 271.
Oregon 146.
Oreodoxa 176, 180.
Orlean 175.
Ornithogalum 151.
Ortstein 247, 295.
Oryza 153, 172.
Ostenfeld 117, 140, 297, 302.
Osterluzei 134.
Ostrya 87, 151.
Ostwald 113.
Oxalis 127, 154, 166.
Oxyria 91.

Palaeontologie 9 ff.
Palaeotropisches Florenreich 157.
Palaeozoikum 17, 25, 38, 55.
Palisanderholz 178.
Pallisadenschicht 222.
Palmen 79, 123, 128, 148, 153, 166, 171, 180, 181, 285, 289.
Palmfarn 55, 174.
Palmgebüsche 277.
Palmyra-Palme 171.
Pampas 133, 182.
Pandanaceae 176, 190.
Pandanusgebüsch 298, Taf. 27.
Panicum 172.
Pannonische Pflanzen 98, 142.
Papiermaulbeerbaum 144, 145, 172, 212.
Pappel 71, 74, 77, 79, 82, 91, 146, 150, 156, 242, 282.
Paprika 175.
Para-Nüsse 178, Taf. 17.
Parasiten 203, 261.
Parklandschaft 144.
Parmentiera 286.
Parnassia 280.
Parthenogenesis 117.
Passarge 278.
Passiflora 175.
Paul 251, 296.
Paullinia 178.
Pawlowski 281.
Pax 16, 84, 89, 93, 164, 279.
Payer 138.
Pechuel-Loesche 214.
Pecopteris 41.
Peddigrohr 169.
Pejoales 177.
Pelargonium 152, 166.
Penck 84, 85, 89.
Pensee 115.
Peperomia 222.
Perichylem 222.
Perigon 64.
Periodizität 270.
Perm 17, 55.
Permokarbon 55, 56.
Persea 175.
Petersen, O. G. 212.
Pethybridge 296.
Petites espèces 102.
Petöfi, Alexander 222.
Pfahlwurzel 277.
Pfeffer 164, 172, 175.
Pfeifenstrauch 286.
Pferdebohne 242.
Pfirsich 167, 208.
Pfitzer 265.
Pflanzenarmut 199.
Pflanzen, australische 186.
Pflanzen, bodenvage 250.
Pflanzendecke 192.
Pflanzen, einjährige 228 f.
Pflanzenernährung 220.
Pflanzengemeinschaften 273, 278, 288.
Pflanzenkörper 193.
Pflanzenphysiognomie 4.
Pflanzenphysiologie 193.
Pflanzentod 217 ff.
Pflanzenverbreiter 241 f.
Pflanzenverein 170, 193, 256, 264, 272, 273, 278, 294.
Pflanzenwanderung 262.
Pflanzenwuchs 252.
Pflaume 66.
Phaeophyceae 26.
Phaseolus 163, 175, 181.
Phellogen 291.
Philadelphus 86.
Philippi 180, 181.
Phoenix 152, 153, 157, 158, 159, 166, 212, Taf. 4.
Phormium 190.
Phuodendron 120.
Phycodes 15.
Phycophaein 25.
Phyllocladus 189.
Phyllodien 188.
Phyllotheca 56.
Phylica 191.
Phytelephas 177.
Phytolacca 182.
Phytopalaeontologie 18.
Piaggia 160.
Picea 82, 84, 143, 146, 242.
Pictet 211.
Pilger 178.
Pilularia 224.
Pilzblume 179.
Pilze 33, 203, 218, 261.
Pilzleben 246.
Pilzmycelien 281.
Pilzsporen 231.
Pimenta 175.
Pimpernuß 82.
Pinaceae 58, 76.
Pinares 184.
Pinaster 63.
Pine-barrens 148.
Pinie 151.
Piniolen 151.
Pinus 2, 63, 79, 83, 91, 92, 142, 144, 146, 147, 148,

149, 151, 242, 250, 278, 280.
Piper 172.
Piperitis 2.
Pirola 173.
Pirus 142.
Pistacia 87, 153.
Pistazie 153.
Pitch-pine-Holz 149.
Plankengerüst 283 f.
Plankton 289, 303.
Planktonorganismen 303.
Plantago 134.
Platane 71, 74, 82, 83, 86.
Platanus 9, 10, 86.
Platycerium 235.
Platzregen 230.
Pleuromoia 57.
Pleurozium 127.
Pleuston 290.
Plinis, 2, 241.
Pliocaen 18, 78.
Plistocaen 18.
Pneumatophoren 290, 291.
Poa annua 126, 127.
Podocarpus Taf. 20.
Pohle 297.
Poinciana 182.
Pollen 49.
Pollenkorn 208.
Polygonaceen 155.
Polygonum 91, 281.
Polytrichum 281, 294.
Pomoideen 187.
Pontische Pflanzen 98, 142.
Populus 91, 150, 156.
Porsch 221, 222.
Porsfild 297.
Porst 140.
Potamogeton 86, 126, 128.
Potamogetonaceae 302, 303.
Potentilla 100, 146, 281.
Potomacformation 69.
Potonie 18, 25, 27, 39, 43, 49 ff., 84, 248, 292, 293.
Pound 148.
Praekambrium 17, 25.
Prärie 146, 149, 206, 219, 274, 275.
Prantl 28, 34, 68.
Preißelbeere 140, 295.
Primel 80, 119, 146.
Primula 119, 146, 185.
Pringlea 184, 186.
Pritzel 187, 188.
Proteaceae 71.
Proteaceen 71, 167.
Protocormophyton 30.
Protolepidodendron 38.
Protoplasma 20.
Protosiphon 23.
Provinzen 129 ff.
Prunus 142.
Przewalski 145.
Pseudofossilien 15.
Pseudotsuga 146.
Psilophyten 27, 29, 31.
Ptelea 77.
Pteridium 126.
Pteridophyten 57.
Pteridospermae 49, 50, 57.
Pterygophyllum Taf. 19.
Punica 87, 153.
Puya 183.

Quartär 17, 18.
Quarzsand 243.
Quebracho 181.
Quecke 134.
Queller 300.
Quercus 87, 94, 141, 142, 143, 146, 148, 151, 210, 221.
Quillaja 183.
Quinoa 181.

Rabinowitsch 213.
Radde 155, 279.
Rafflesia Taf. 21.
Rät 58.
Ramann 243, 244, 247, 249, 292, 295.
Ramie 145.
Ramondia 79, 87.
Ranales 69.
Randblüten 67.
Randpflanzen 266.
Range, P. 91, 92.
Rankengebilde 285.
Ranunculaceen 66, 69.
Ranunculus 44, 146.
Raphia 163.
Rasamala 171.
Rasenabtragung 236.
Rasenbinse 297.
Rassen 102, 111.
Raunkiaer 117, 260, 296.
Ravenala 167, Taf. 8.
Red-wood 147.
Regen 219 ff.
Regenhöhe 288.
Regenlosigkeit 229.
Regentropfen Fallgeschwindigkeit
Regenwald 160, 162, 169, 170, 176, 220, 282, 288.
Regenwürmer 245.
Reiche 183.
Reid, Cl. 92.
Reis 145, 150, 153, 159, 172.
Reiser 86.
Reismelde 181.
Reiter 5.
Relikte 96, 98, 128.
Resedaceen 187.
Reservestoffbehälter 217.
Reservesubstanz 211.
Rhabarber 156.
Rhacomitrium 294.
Rhamnacee 181.
Rhamnus 83.
Rheum 156.
Rhipsalis 78, 128, 257.
Rhizophoreen 51, 222.
Rhododendron 77, 80, 83, 120, 212, 221, 277, 280.
Rhus 14, 77, 82, 144.
Rhyniaceae 31.
Ribes 78, 146.
Richthofen, F. v. 55, 80, 135, 145.
Ricciaceae 31.
Riesenbaum 171.
Riesenschachtelhalme 57.
Riesenstauden 155, 288.
Rikli 277.
Rittersporn 133.

Rizinus 82, 163.
Robinie 150, 226.
Roggen 156.
Roggevelt 165.
Rohhumus 235, 245, 246, 295.
Rohrgräser 292.
Rohrkolben 121.
Rosaceae 66.
Rosacee 87, 185.
Rosenvinge 198.
Rose (von Jericho) 159, 209, 229, 274.
Roßkastanie 86, 129, 230.
Rotang 284, 285.
Rotbuche 79, 93.
Rotdorn 66.
Rotliegendes 17, 55.
Rubus 96, 115, 119, 140.
Rudbeckia 133.
Ruderalflora 133.
Ruderalstellen 250.
Rübel 280.
Rüster 82, 142, 282, 283.
Ruhezeit 268, 270.
Ruppia 303.
Ruscus 206.
Russian thistle 134.
Russow 170.
Rydberg 148.

Saccharum 153.
Sachs 197, 208, 211, 263, 283, 285.
Sättigungsdefizit 233.
Säure 235 ff.
Säure (schwefelige) 193.
Safran 153.
Saftpflanzen 153.
Saftzirkulation 269.
Sago-Palme 171.
Saisondimorphismus 116.
Saksaul 155.
Salat 206.
Salbaum 171.
Salicornia 300.
Salix 76, 91, 93, 96, 281.
Salsola 134, 155.
Salvia 174.
Salvinia 47.
Salweide 93.
Salz 273.
Salzaster 300.
Salzausscheidung 158.
Salzflora 155.
Salzformation 298.
Salzpflanzen 250.
Salzsteppe 298.
Salzsumpf 300.
Salzgewässer 302.
Salzwiese 300.
Salzwüste 298.
Sambucus 256.
Samenanlage 208.
Samenverbreitung 274.
Samenverschleppung 262.
Samthaare 230.
Sand 243.
Sanddorn 242, 277.
Sandelholz 171.
Sandfeder 294.
Sanguisorba 87.
Sanseviera 163.
Santalacee 188.
Santalum 171.
Sapindacee 178.
Saporta 83.
Saprophyten 261, 283.
Sarsaprille 175, 178.
Sassafras 64, 65, 82.
Sauergräser 69, 83.
Saussure, Th. de 3.
Savanne 161, 165, 170, 274.
Savannenwald 161, 288.
Saxegothaea 184.
Saxifraga 80, 91, 96, 119, 180.
Scabiosa 68.
Schachtelhalme 57, 186.
Scharlacherdbeere 150.
Schatten 202 ff.
Schattenbuche 204.
Schattenpflanzen 198, 204.
Schaukelmoor 292.
Schenck 8, 165, 173, 179, 183, 290, 291.
Schenk 18, 57, 68, 69.
Schichtenfolge 264 ff.
Schiefblätter 187.
Schierlingstanne 148.
Schiffbauholz 171.
Schildkrötenpflanze 164, 226.
Schiller 202.
Schilling 291.
Schimmelfichte 146, 242.
Schimper 85, 149, 154, 155, 161, 166, 170, 172, 176, 192, 200, 203, 210, 220, 221, 222, 224, 226, 230, 234, 235, 245, 250, 269, 270, 271, 272, 274, 284, 285, 286, 287, 290, 298, 301.
Schinopsis 181.
Schinz, H. 165.
Schirmtanne 144.
Schistostega 201.
Schizolobium 272.
Schlafstellung 196.
Schlagintweit-Sakünlinski [145.
Schlamm 247.
Schlammboden 291.
Schlauchalgen 26.
Schlechter 173.
Schleierkraut 146.
Schleim 291.
Schleimpilze 20.
Schlick 244.
Schlingfarn 41.
Schlinggewächse 171.
Schlingpflanzen 259.
Schmarotzer 261.
Schmetterlingsblütler 182.
Schmidt, C. W. 55, 68.
Schnee, Dr. 123, 170, 299, 300, 302.
Schneealgen 211.
Schneeglöckchen 67.
Schneelawinen 280.
Schöllkraut 257.
Schoenichen 126, 258.
Schranken 127.
Schranken, Gebirge 129.
Schranken, Meere 127.
Schraubenbaum 171, 190, 299.

Schröder 161.
Schröter 100, 156, 216, 248, 276, 279, 280, 292, 296.
Schübeler 103, 204.
Schürhoff, P. N. 30.
Schütt 289, 303.
Schulz, Aug. 89.
Schumann, K. 78.
Schuppenbäume 38, 58.
Schuppenwurz 87, 262.
Schwammparenchym 222.
Schwarzerde 156.
Schwarzerle 142.
Schwarzpappel 222, 226.
Schwefelkiesdendrit 15.
Schweinfurth, G. 2, 160.
Schwendener, 33, 241, 283.
Schwertliliengewächse 67.
Sciadopitys 144.
Scirpus 297.
Scilla 228.
Sclerotien 218.
Scolopendrium 198.
Scopolia 87.
Scott, D. H. 18, 49, 51.
Scott, Elliot 166.
Scrophulariacee 87.
Scrub 188, 189.
Sedum 92, 117, 146.
Seegras 189, 302.
Seerose 179.
Seerosengewächse 83.
Seggen 124.
Seifenrindenbaum 183.
Selaginella 25, 31, 47, 218.
Senecio 131.
Senkwurzel 253.
Senon 18.
Sequoia 58, 65, 70, 74, 75, 76, 79, 82, 147, Taf. 1.
Sernander, R. 89, 91, 95, 242, 256.
Sero-Diagnostik 30.
Seward 18.
Shackleton 84.
Shantz 149.
Shorea 171.
Sibiraea 86.
Siedelung 268.
Sigillaria 58.
Sigillariaceae 45.
Silberbaum 167.
Silberpappel 79.
Silene 134.
Silphium 206.
Silur 17, 26.
Simroth 75.
Siphonales 26.
Smilax 87, 151, 175, 178.
Smith, W. G. 295.
Solanum 172, 175.
Solms Laubach 1, 3, 18, 59, 104.
Sommerblumen 114.
Sommerziergewächse 147.
Sonchus 157.
Sonnenblume 68.
Sorauer 1, 104, 194, 198, 200, 207, 208, 223, 243, 249, 269, 279, 294.
Sorbus 142.
Sordelli 83.
Sorghum 172.
Spalding 273.
Spalierwachs 215, 241.
Spaltöffnungen 223.
Spanisches Rohr 169.
Spargelwurzel 291.
Spartina 191.
Sphaerella 211.
Sphagnen 231.
Sphagnum 185, 249, 251, 265, 267, 296, 297.
Sphenophyllaceae 44.
Sphenophyllum 46.
Sphenopteridium 27, 40.
Spielart 101, 111.
Spinat, neuseeländischer 191.
Spinifex-Gras 189.
Spiraea 144.
Spitzenbaum 176.
Spondias 172.
Spreizklimmer 285.
Sprengel 67.
Stäger 260.
Stahl 173, 202, 204, 206.
Stammblütigkeit 286, Taf. 22.
Stangea 120, 180.
Stangengehölz 236.
Stangeria 50.
Stapelien 165, 227.
Staphylea 77, 82.
Stapf 61, 159, 271.
Statice 123.
Staub 84, 93.
Stauden 156.
Stebler 203, 205, 276, 279, 296.
Stechapfel 133, 134.
Stechginster 295.
Stechpalme 143.
Steenstrup 91.
Stefansson 198.
Steinbrech 80, 119, 180.
Steineiche 142.
Steinkohlenformation 17.
Steinnußpalme 177.
Stellaria 146, 230.
Stenophragma 229.
Steppen 145, 146, 274.
Steppenbusch 169.
Steppenflora 142, 275.
Steppenformation 260.
Steppenlandschaft Taf. 3.
Steppenläufer 274.
Sterculia 283.
Sterculiaceae 283.
Stiefmütterchenformen 101, 103.
Stieleiche 94, 141, 142.
Stigmarien 44.
Stoffproduktion, höchste 273.
Stoffwechsel 271.
Stopes 18.
Stranddistel 213, 299.
Stranddüne 298.
Strandgräser 298.
Straßburger 61.
Straßenbäume 270.
Stratiotes 294.
Strauchformationen 151.
Strobus 64.
Stützbaum 205.
Stuhlrohr 169.
Stupa 146, 180.

Styrax 77.
Subarktisches Gebiet 140.
Subularia 297.
Südfrüchte 185.
Süßkirsche 142.
Süßwasser 303.
Sukkulenz 165, 227.
Sumpf 254.
Sumpfboden 253.
Sumpfpflanze 224.
Sumpfporst 297.
Sumpfcypresse 57, 58, 62, 65, 70, 74, 100, 121.
Svedelius 302.
Sweertia 119.
Swietenia 177.
Sykomore 162, 163.
Symbiose 281.
Sympetalae 66.
Sympetalen 68, 69.
Synancia 65.
Syringa 86.
Systematik 121.
Szabó 279.
Szafer 84, 281.

Tabak 150.
Tacca 172.
Taeda 63.
Tageslänge 194.
Tagstellung 195.
Talipot-Palme 171.
Tamariske 212.
Tanfiljew 154.
Tange 26.
Tanne 71, 82, 143, 148, 173, 204, 242, 282.
Tansley 92, 301.
Taraxacum 126, 138, 223, 280, 281.
Tarro 172.
Taschenblätter 235.
Tausendblatt 86.
Taxodieen 57, 58, 62.
Taxodium 58, 62, 65, 70, 74, 76, 79, 82, 148, 173, 174.
Taxodiumsümpfe 289.
Taxus 58, 78, 83, 170.
Teakholz 171.
Tectona 171.
Teestrauch 145.
Temperaturschwankung 252.
Teosinte 108, 112, 175.
Tertiär 18.
Tertiärperiode 69, 87.
Tertiärpflanzen 70.
Tertiärrelikte 142.
Testudinaria 164, 226.
Tetragonia 191.
Tetranychus 270.
Thea 144.
Theaceae 144, 148, 187.
Thee siehe Tee.
Theobroma 175.
Theophrast 2, 3.
Thornber 149.
Thuja 146, 148.
Tierleben 254.
Tilia 93, 94, 142.
Tillandsia 234, 287.
Tischbirken 227.
Todea 166.
Tomate 175.
Tonerde 243.
Topfbaum 179.
Topinambour 150.
Torell 90.
Torf 245, 249.
Torfbildung 289.
Torfmoos 231, 252, 265, 266, 296.
Torreya 147.
Tournefort 3.
Träufelspitze 230.
Tragant 146, 180.
Transeau, E. N. 297.
Transspiration 235.
Trapa 74, 82.
Traubenkirsche 142.
Treub 136, 271.
Trias 17, 57.
Trifolium 280.
Triglochin 301.
Trigonocarpus 52.
Trimen 224.
Triodia 189.
Trisetum 185.
Trochodendron 221.
Trockengewicht 269.
Tropaeolum 203.
Tropenlaubbäume 283.
Tropenwald 178, 245, 287.
Trunkelbeere 140, 297.
Tschermak 113.
Tschornossiom 156.
Tsuga 146, 148.
Tubifloren 68.
Tulpe 67.
Tulpenbaum 65, 148.
Tumboa 165, 218.
Tundra 86, 139, 185, 226, 297.
Tunika 212, 274.
Turon 18.
Tussilago 83, 134.
Typha 115, 121.

Ubiquisten 136.
Übergangsmoor 267.
Uferpflanzen 292.
Ule 177, 179, 180.
Ulex 223, 295.
Ullmannia-Arten 57.
Ullucus 181.
Ulmus 272.
Ulotrichales 24.
Ulvaceae 24.
Umbelliferen 67, 68, 122.
Unger 10, 71.
Unkraut 130, 134, 176.
Unterabart 111.
Unterarten 110.
Urban 175, 176.
Urginea 151.
Urwald 169.
Utricularia 179, 264, 290.

Vaccinium 140, 150, 173, 221, 254, 297.
Vahl 280.
Valeriana 119, 120, 180.
Valerianaceae 78, 119, 187.
Valeton 171.
Vanilla 175.

Vanille 175, 178.
Vegetationsformationen 132, 272.
Vegetationsperiode 216.
Vegetationsruhe 161.
Veilchen 242, 257.
Verbreitungsgrenze, absolute 99.
Verdunstung 253.
Verdunstungshöhe 236.
Verdunstungsschutz 222.
Verlandung 293.
Veronica 80, 190, 230.
Viburnum 67, 68, 82, 87.
Vicia 242, 256.
Victoria 179, 292.
Vigna 163, 172.
Vikariierende Arten 77.
Vilfa 159.
Vinca 134.
Viola 103, 280.
Violaformen 103.
Vitex 151.
Vitis 71, 74, 75, 82, 86, 87.
Voandzeia 163.
Vöchting 216, 223.
Vögel 257.
Vogelmiere 134, 230.
Vogler 242.
Volkens 60, 158, 160, 161, 206, 222, 230, 232, 270, [271.
Volkhart 203, 205.
Voltzia 57.
Volumenveränderung 248.
Vorkeim 35 ff.
Vries, de 77, 102, 104, 105, 106, 108, 109, 110, 111.

Wacholder 151, 223.
Wachsausscheidung 223, 230.
Wälder 143, 176, 281.
Wärmeleitungsfähigkeit 248, 252.
Wagner, A. 194.
Wahlenberg 5.
Wahnschaffe, F. 95.
Waisenmädchenhaar 156.
Walchia 52, 54, 55.
Waldbäume 142.
Waldbildner 193.
Waldbildung 140, 273.
Waldbodenpflanzen 281.
Walderdbeere 110.
Wälderton 18.
Waldfeindlichkeit 242.
Waldgebiete der nördlichen Zone 141.
Waldmoore 297.
Waldsteinia 87.
Waldwuchs-Hemmung 278.
Walnuß 52, 71, 74, 82, 83.
Walnußbaum 156, 181.
Wanderpflanzen 131.
Warburg 171, 172, 278.
Warming, E. 95, 136, 140, 178, 192, 198, 199, 202, 203, 206, 215, 245, 255, 258, 272, 276, 277, 290, 296, 298, 301.
Washingtonia 147.
Wasser 244.
Wasseraufnahme 269.
Wasserfarne 46.
Wassergewächse 217.
Wasserhebungsvermögen 248.
Wassermangel 211.
Wasser-Maximum 217.
Wassermelone 163.
Wassernuß 74, 82.
Wasserpest 127, 128, 132, 150, 224.
Wasserpflanze 128, 289, 292, 294.
Wasserschlauch 179, 290.
Wasserspeicherapparat 228.
Wasserspeichergewebe 222.
Wasserzypresse 173, 174.
Watson 132.
Wealden 18.
Webber 51.
Weber, C. A. 82, 83, 84, 85, 90, 94, 95, 96, 244, 248, 251, 267, 292, 296.
Weber, Friedl 269.
Weber, H. 272.
Weberbauer, A. 180.
Wechselwirtschaft 268.
Weddell 180.
Wegebreit 134.
Wegener 73.
Weiden 71, 74, 75, 82, 96, 120, 138, 146, 156, 242, 277, 289.
Weidebetrieb 281.
Weidendickicht 289.
Weidengebüsch 133.
Wein 71, 74, 79, 86, 87, 153, 175, 209.
Weinrebe 167.
Weiß 165.
Weißbuchen 82, 93, 142, 282.
Weißdorn 66, 277.
Weizen 156, 172.
Weltwitschie 165.
Wermut 134.
Werth 185.
Wesenberg-Lund 289.
Wettstein, R. v. 16, 27, 28, 29, 30, 83, 105, 116, 117, 118.
Weymouthskiefer 79, 148.
Wieland, G. R. 51.
Wieler 52.
Wiese 259, 279.
Wiesenmoore 265, 266, 292.
Wiesner 197, 198, 199, 200, 206, 223, 230, 231, 235, 239.
Willdenow 3, 4, 9.
Wille 104, 232, 289.
Willkomm 154, 277.
Windblütigkeit 242.
Windwirkungen 237, 239.
Winkler, H. 106, 168.
Winterana 176.
Wintergrün 261.
Winterknospe 269.
Wittmack 175, 181.
Wittrock 103, 116, 211.
Woeikoff 149, 154.
Wohltmann 244.
Wolle 131.
Wollgras 267, 296.
Wolff 250.

Wolfsmilch 297.
Woodhead 204, 258.
Wucherblume 131.
Würgerfeige 205, 285.
Wüste 273.
Wulfenia 87.
Wunderblume 113.
Wurstbaum 163.
Wurzelgeflecht 300.
Wurzelkonkurrenz 258, 260.
Wurzelschicht 264.
Wurzeltiefe 246, 253, 259.
Wurzelwachstum 270.

Xanthium 133.
Xanthoria 263.
Xanthorrhoea 188.
Xerophiler Wald 178, 288.
Xerophyten 150, 221.
Xerophytengebiet 149, 157.

Yamswurzel 172.
Yapp 165.
Yellow-pine 149.
Yucca 173, Taf. 16.

Zannichellia 64, 303.
Zantedeschia 167.
Zea 175.
Zechstein 17, 57.
Zeder Taf. 2.
Zellen 222.
Zeiller 18, 46, 53.
Zerreiche 143.
Ziergewächse 150.
Zierpflanzen 132, 166, 212.
Zimmerpalme 174.
Zimmertanne 52.
Zimmet 69, 172, 176.
Zimterdbeere 110.
Zingiber 172.
Zirbelkiefer 143.
Zitterpappel 79, 91, 93.
Zittel 18.
Zizyphus 159.
Zon 203.
Zonen 7, 138.
Zostera 302.
Zuchtwahl, künstliche 101.
Zuchtwahl, natürliche 101.
Zuckerkiefer 147.
Zuckerrohr 150, 153, 159, 180.
Zuwachs 138.
Zwerg-Azalee 139.
Zwergbirke 77, 96, 281.
Zwerggewächse 186.
Zwergkiefer 280.
Zwergkräuter 180.
Zwergpalme 87, 151.
Zwergsträucher 226, 294.
Zwergwacholder 280.
Zwergwuchs 216, 222, 253, 294, 295.
Zwiebelgewächse 165, 166, 188, 207, 208, 218, 228, 273.
Zwischenzellräume 223.
Zygophyllaceae 123, 155.

Pflanzenbiologie

Von Professor Dr. W. Migula

2. verb. Auflage. 390 Seiten mit 15 Tafeln u. 166 Abbild. im Text

In Leinenband M. 15.—

„Migulas Pflanzenbiologie erfreut sich mit Recht einer weitgehenden Anerkennung. Die frische und lebendige Art, mit der Verfasser die einzelnen Probleme anpackt, hat dem Buche schon in der ersten Auflage viele treue Freunde erworben. Hier findet der Leser keine endlosen trockenen Aufzählungen von solchen Pflanzenarten, die in irgendeiner Eigenschaft übereinstimmen, sondern er findet diese Eigenschaft an besonders charakteristischen Beispielen anschaulich und eingehend dargestellt. An vielen Stellen sind in der neuen Auflage kleinere Verbesserungen eingetreten. Die Zahl der vortrefflichen Abbildungen ist erheblich vermehrt worden." Deutsches Philologen-Blatt

„Das ausgezeichnete Werk kann jedem Naturfreund, Lehrer und Studierenden als anregende und interessante Lektüre, als Lehr- und Nachschlagebuch angelegentlich empfohlen werden. Besonderes Interesse verdienen die Ausführungen über das Schmarotzerwesen und über fleischfressende Pflanzen, die einen Glanzpunkt in dieser Darstellung interessanter Erscheinungen des Pflanzenlebens bilden. Wer dieses Werk eingehend durcharbeitet, wird die Natur mit ganz anderen Augen beobachten." Natur

Lehrbuch der Botanik

Für höhere Lehranstalten und die Hand des Lehrers, sowie für alle Freunde der Natur

Von Professor Dr. O. Schmeil

47. Auflage. 509 Seiten mit 34 farbigen und 46 schwarzen Tafeln, sowie mit zahlreichen Textbildern. In Leinenband M. 14.—

„Der Grundgedanke, die Pflanze als lebendes Wesen, das auf Reize reagiert und sich an die äußeren Lebensverhältnisse angepaßt hat, darzustellen, ist bis heute festgehalten, trotz der vielen Wandlungen, die das Buch mit Rücksicht auf die Entwicklung der Wissenschaft, des Unterrichts und der Bedürfnisse der Zeit durchgemacht hat. Durchaus richtig ist auch die von Auflage zu Auflage größer gewordene Wertschätzung und Betonung der angewandten Botanik. Ganz vortrefflich ist es, wie Schmeil zur Beobachtung anleitet. Größter Anerkennung wert ist aber die Ausstattung des Buches mit Bildern. Als Ganzes genommen verdient es höchste Anerkennung und weiteste Verbreitung."

Staatsanzeiger für Württemberg

„Neben allem naturwissenschaftlichen Tatsachenmaterial zeichnet sich das Buch aus durch das liebevolle Eingehen auf alles biologisch Wesentliche, das gerade in unserer Zeit besonders wichtige Eingehen auf die wirtschaftlichen Verhältnisse unserer Heimat. Der Blick auf das Ganze hat noch an Umfassungsvermögen gewonnen. Die Darstellung ist von höchster Klarheit und macht die Lektüre für jeden zu einem Genuß."

Berliner Lokalanzeiger

Pflanzen der Heimat

(Schmeils naturwissenschaftliche Atlanten)

Von Professor Dr. **O. Schmeil**

5. verbesserte Auflage. 80 farbige Tafeln mit erläuterndem Text
In Leinenband M. 7.—

„Der Atlas soll dem Pflanzenfreunde ein einfaches Mittel bieten, sich mit den lieblichen Kindern Floras bekannt zu machen. Diese Tafeln gehören zu den besten Abbildungen, die mir bekannt sind. Die Reproduktion ist als erstklassig zu bezeichnen. Es sind wirklich lebende Pflanzen, die uns vor Augen geführt werden. Der Text ist sehr gut durchgearbeitet und gibt das Wissenswerteste in einfach sachlicher und leichtverständlicher Form. Das Werk wird auch eine höchst wertvolle Unterstützung bei jedem Botanikunterricht sein." Pharmazeutische Zeitung

Pilze der Heimat

(Schmeils naturwissenschaftliche Atlanten)

Von **E. Gramberg**

3. Auflage. 130 farbige und 36 Schwarzbilder mit erläuterndem Text.
1. Band: Blätterpilze. 2. Band: Löcherpilze. Gebunden M. 14.—

„Dieses Werk zeichnet sich vor allem aus durch die vortrefflichen Abbildungen, auf denen jede Pilzgruppe in ihrer natürlichen Umgebung dargestellt ist, wie sie zwischen Moos, Flechten, Farnen und anderen Begleitpflanzen, aus Nadeln, altem Laub und dergleichen dem Erdboden entsprießen, auf Baumstümpfen, an Baumstämmen wächst. Jede dieser Abbildungen ist ein kleines Kunstwerk, und wahrhaft herzerfreuend wirkt es, zu sehen, mit welcher Treue ein Kunstmaler die Natur wiedergibt. Der Text steht ebenfalls in allen Punkten auf der Höhe der Wissenschaft." Tägliche Rundschau

Führer für Pilzfreunde

Von **E. Michael**, neu bearbeitet von **R. Schulz**

1. Band: 113 farbige Abbildungen der wichtigsten und häufigsten Pilze mit Text. 29.—36. Tausend. Gebunden M. 7.50

2. Band: 152 farbige Abbildungen weiterer Blätterpilze mit Text. 23.—28. Tausend. Gebunden M. 7.50

3. Band: 121 farbige Abbildungen. Pilzarten aus allen Pilzgruppen mit Ausnahme der Blätterpilze mit Text von Studienrat B. Hennig. 20.—25. Tausend. Gebunden M. 7.50

Volksausgabe. 44 der wichtigsten eßbaren und giftigsten Pilze mit Text. 141.—150. Tausend. Kartoniert M. 1.50

„An der Spitze der Pilzliteratur schreiten Edm. Michaelis Werke. Sie sind durchaus einwandfrei, leicht faßlich und wissenschaftlich gründlich. Die prachtvollen Tafeln sind ohne jede schmückende Zutat gemalt. Aber die nackt zu Papier gebrachten Pilzbilder weisen peinlich genaue Durcharbeitung, naturgetreueste Form und Stellung, morphologisch richtige Lage aller Teile, greifbare Körperlichkeit und natürliche Färbung und Größe auf. So ist ein Werk gezeitigt, das die verwöhntesten Ansprüche befriedigt." Literarischer Handweiser

Allgemeine Botanik Von Prof. Dr. A. NATHANSOHN. 479 S. mit 394 Abb. u. 4 farbigen u. 5 schwarzen Tafeln. Gebunden M. 16.—

„Die Herausgabe dieses Lehrbuches ist mit Freude zu begrüßen, denn es existiert kaum ein Buch, welches das Gesamtgebiet der allgemeinen Botanik in einer ausführlicheren, allen Teildisziplinen gerecht werdenden Weise behandelt. Nathansohn verläßt in seinem Buche die alte Einteilung in Morphologie, Anatomie und Physiologie der Pflanzen und trachtet die Resultate dieser Wissenschaften innig miteinander zu verbinden. Ein Buch, das allen, die sich über die wichtigsten Tatsachen des Pflanzenlebens orientieren wollen, bestens empfohlen werden kann." Deutsche Literaturzeitung

Der Stoffwechsel der Pflanzen Von Prof. Dr. A. NATHANSOHN. 480 Seiten. Gebunden M. 16.— .. ..

„Ein wertvolles Buch! Bei einem geringen Umfang bringt es wesentlich mehr über den wichtigen Gegenstand, als selbst die umfangreichsten Lehrbücher. Der Text ist so gehalten, daß auch der Anfänger in den Gegenstand einzudringen vermag, um den Umfang dessen zu erschauen, was wir bis jetzt über den Gegenstand wissen und wo weiterzuarbeiten ist. Dadurch ist das Buch nicht nur für den Studenten, sondern auch für den Gelehrten von großem Wert." Naturwissenschaften

Flora von Deutschland Ein Hilfsbuch zum Bestimmen der in Deutschland wildwachsenden und häufig angebauten Pflanzen. Herausgegeben von Prof. Dr. O. SCHMEIL und Rektor J. FITSCHEN. Bearbeitet von J. Fitschen. 39. Auflage. 455 Seiten mit 1000 Abbildungen. Gebunden M 4.60 .. ..

„Die vorliegende Auflage zeichnet sich gegenüber den früheren durch eine erhebliche Vermehrung der Abbildungen aus. Ganz besonders lobend muß hervorgehoben werden, daß es den Verfassern gelungen ist, trotz der Fülle des zu bewältigenden Stoffes durch knappe, präzise Diagnosen dem Büchlein ein handliches Format zu geben. Man kann das Buch allen Botanikern warm empfehlen." Monatsschrift für höhere Schulen

Gehölzflora Ein Buch zum Bestimmen der in Deutschland und den angrenzenden Ländern wildwachsenden und angepflanzten Bäume und Sträucher. Von Rektor J. FITSCHEN. 2. Auflage. 236 Seiten mit 342 Abbildungen. In Leinenband M. 5.— .. ..

„Auf Grund eingehender Studien an einem sehr reichhaltigen Coniferen-Material hat Verfasser die Tabellen zum Bestimmen der Nadelhölzer vollständig umgearbeitet, so daß, von einigen besonders schwierigen Gruppen abgesehen, die Bestimmung ohne Kenntnis der Zapfen ermöglicht wird. Die in Deutschland winterharten Coniferen sind jetzt fast vollständig behandelt. Das Buch hat dadurch sehr an Brauchbarkeit gewonnen und kann warm empfohlen werden." Der deutsche Forstwirt

Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie Von Prof. Dr. W. SCHOENICHEN. 214 Seiten m. etwa 300 Abbildungen. Geheftet M. 4.—. Gebunden M. 6.— .. ..

„Verfasser stellt sich die Aufgabe, zu zeigen, wie sich die mit dem unbewaffneten Auge sichtbaren Anpassungen auch im mikroskopischen Bau der Blütenorgane ausprägen. Er versteht es, an leicht zugänglichen Beispielen in das Gebiet der Blütenbiologie einzuführen und zu eigenem Studium anzuregen. 300 Originalabbildungen dienen der Erläuterung. Sein Praktikum erleichtert das Eindringen in das interessante Gebiet der Blütenbiologie auf einem neuen, wenig begangenen Wege." Pharmazeut. Zeitung

Anleitung zur Beobachtung der Pflanzenwelt Von Prof. Dr. F. ROSEN. 2. Aufl. 162 S. mit zahlr. Abbild. Gebunden M. 1.80

„Das Büchlein gibt nicht allein zu eigenen Untersuchungen Anleitung, sondern entwirft zugleich ein kurzes, aber fesselndes Bild der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches. Die Ausdrucksweise ist musterhaft klar." Forstwirtschaftliches Zentralblatt

Befruchtung und Vererbung im Pflanzenreiche Von Prof. Dr. K. GIESENHAGEN. 136 Seiten. Gebunden M. 1.80 .. ..

„Verfasser löst diese gewiß nicht leichte Aufgabe in bewundernswerter Weise, indem er unsere moderne Vererbungstheorie konsequent für alle Stufen der Entwicklung durchführt, wobei er anschaulich und verständlich die Fülle der gelösten und noch ungelösten Probleme darlegt. Gerade das letztere ist es, was das Studium des Büchleins so überaus fesselnd und anregend gestaltet." Landwirtschaftliche Zeitung

Wie ernährt sich die Pflanze? Naturbeobachtungen draußen und im Hause. Von O. KRIEGER. 194 Seiten mit 146 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. Gebunden M. 3.— .. ..

„Dies Buch leitet den Leser zu einer selbsttätigen Beschäftigung mit der Natur an, die zur Erkenntnis der Lebensweise der Pflanze führt. Durch Wald und Feld, durch Wiese und Garten wird er geführt, um Beobachtungen zu sammeln, und daheim wird er veranlaßt, mittels einfacher Vorrichtungen Versuche anzustellen." Aus der Natur

Phanerogamen (Blütenpflanzen) Von Professor Dr. E. GILG und Dr. R. MUSCHLER. 172 Seiten. Gebunden M. 1.80 .. ..

„Man muß den Verfassern volle Anerkennung zollen, daß sie auf so beschränktem Raume das gewaltige Gebiet der Phanerogamen so übersichtlich und erschöpfend behandeln. Auf eine kurze Einleitung folgt die Schilderung der bedeutendsten Familien des Pflanzenreiches nicht nur der einheimischen Flora, sondern aus allen Gebieten der Erde, soweit es sich um Nutz- oder Arzneigewächse handelt." Deutsche Gärtner Zeitung

Kryptogamen (Algen, Pilze, Flechten, Moose und Farnpflanzen) Von Prof. Dr. M. MÖBIUS. 168 Seiten m. zahlr. Abb. Geb. M. 1.80

„Dieser Aufgabe hat sich der Verfasser in anerkennenswerter Weise unterzogen. Was er bietet, gibt nicht nur einen guten Überblick über das ausgedehnte Gebiet der Kryptogamenkunde, sondern ermöglicht dem Laien auch, sich in einem kleineren Gebiet die ersten Kenntnisse anzueignen, auf Grund deren er dann sich weiter einarbeiten kann." Deutsche Literaturzeitung

Der Schulgarten. Auf Grund amtlichen Materials unter Mitarbeit bewährter Fachmänner von Studienrat Dr. M. HERBERG. 382 Seiten mit zahlr. Abb. im Text und auf 28 Tafeln. In Leinenband M. 18.—

„Allen denen, die sich mit der praktischen Auswertung eines Schulgartens befassen wollen, gibt Herberg ausgezeichnete Anleitung. In mehreren Kapiteln läßt Verfasser auch andere Pädagogen aus ihrer Erfahrung sprechen. So wird die Anlage eines Schulgartens mit allen beachtenswerten Vor- und Nachteilen eingehend erörtert, seinen besonders einzurichtenden Abteilungen ist ein anregendes und übersichtliches Kapitel gewidmet." Zeitschrift für die gesamte Unterrichtsverwaltung

Bot.
G

236030

Author Graebner, Paul

Title Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU